ADANSONIA

Tome 14
fasc. 1
1974

Source : MNHN, Paris

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE
Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
au Muséum

et

JEAN-F. LEROY
Professeur
au Muséum

Série 2

TOME 14
FASCICULE 1
1974

LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
16, rue Buffon, 75005 Paris

Source : MNHN, Paris

COMITÉ DE RÉDACTION

A. Aubréville : Membre de l'Institut.
Professeur Honoraire au Muséum national d'Histoire naturelle.
E. Boureau : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
F. Demaret : Directeur du Jardin Botanique national de Belgique.
P. Jaeger : Professeur à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg.
J. Leandri : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
J.-F. Leroy : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. Letouzey : Maître de Recherches au C.N.R.S.
J. Miège : Directeur des Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève.
R. Portères : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. Schnell : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
M. L. Tardieu-Blot : Directeur de laboratoire à l'E.P.H.E.
J. Trochain : Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
M. Van Campo : Directeur de Recherches au C.N.R.S.

Rédacteur en chef : A. Le Thomas.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits doivent être accompagnés de deux résumés, placés en tête d'article, l'un en français, l'autre de préférence en anglais; l'auteur ne doit y être mentionné qu'à la troisième personne. Le texte doit être dactylographié sur une seule face, avec un double interligne et une marge suffisante, sans aucune indication typographique. L'index bibliographique doit être rédigé sur le modèle adopté par la revue.

Ex. : Aubréville, A. — Contributions à l'étude des Sapotacées de la Guyane française. Adansonia, ser. 2, 7 (4) : 541-465, tab. 1 (1967).

Pour tous les articles de taxonomie il est recommandé aux auteurs de préparer leur index en indiquant les synonymes en *italiques*, les nouveautés en **caractères gras** et les noms d'auteurs des différents taxons.

Le format des planches doit être de 16 × 11 cm après réduction. Les figures dans le texte sont acceptés.

Les auteurs reçoivent gratuitement vingt-cinq tirés à part; le supplément qu'ils doivent indiquer s'ils le désirent sera à leurs frais.

Toute correspondance ainsi que les abonnements et les manuscrits doivent être adressés à :

ADANSONIA
16, rue Buffon, Paris V^e — Tél. : 331-30-35
Prix de l'abonnement **1973** : France et Outre-Mer : **80** F
Étranger : **90** F

En raison des considérables augmentations des prix des matières premières, ainsi que des tarifs d'impression, nous nous voyons contraints, à notre grand regret, de porter les prix de l'abonnement **1975** respectivement à :

110 F (France et Outre-Mer)
120 F (Étranger).

C.C.P. : Association de Botanique Tropicale
La Source 33075.20

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

AUBRÉVILLE A. — Les origines des Angiospermes (1re Partie). . . 5

LEROY J.-F. — Recherches sur les Rubiacées de Madagascar. Les genres *Mantalania* et *Pseudomantalania* (Gardéniées) 29

— Recherches sur la phylogénèse du développement. Mise en évidence d'une série de trois états dans le genre *Bertiera* (Rubiacées) 53

CAPURON R.† — Note sur deux *Grewia* africains 61

LETOUZEY R. & SATABIÉ B. — Une seconde espèce du genre *Medusandra* Brenan (Médusandracées) 63

HALLÉ N. — Le fruit du *Lavigeria macrocarpa* (Oliv.) Pierre, Icacinacée d'Afrique 69

JACQUES-FÉLIX H. — Le genre *Dicellandra* Hook. f. (Mélastomacées) 77

LAVRANOS J.-J. — Une nouvelle espèce d'*Aloe* (Liliacées) de Madagascar 99

ADAM J-G. — *Triumfetta claudinæ* J.-G. Adam, nouvelle espèce d'Afrique occidentale 103

MARKGRAF F. — Espèces et combinaisons nouvelles d'Apocynacées malgaches. V. 107

BRIANE J.-P., LAZARE J.-J., ROUX G. & SASTRE C. — L'analyse factorielle des correspondances et l'arbre de longueur minimum; exemples d'application. 111

La publication d'un article dans Adansonia *n'implique nullement que cette revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) 5-27, 1974.

LES ORIGINES DES ANGIOSPERMES
(1re Partie)

par A. AUBRÉVILLE

SUMMARY: The high concentration of families of primitive Angiosperm within the tropical region of SE Asia and of the Malay Archipelago has led to a theory suggesting that this region might have been the craddle of Angiosperms, from where they subsequently spread all over the world, as far as palaeogeographical and palaeoclimatological circumstances permitted. A new theory is being proposed considering this region at the most eastern part of Laurasia, as nothing but the remnant (having enjoyed an unchanged tropical climate since the mesozoic period) of a continuous equatorial belt stretching right across Laurasia, from Alaska to the Far East, thus crossing countries nowadays cold or temperate. Tropical Angiosperms originated all along that belt. A move of the whole Pangaea northwards, rotating around an axis located within the Asiatic and Malay region, might have induced the equatorial belt to shift progressively southwards and the revelant floras to migrate accordingly; meanwhile they were exterminated by the cold in their original homes, excepted whitin the axial asiatico-malayan region, which kept its tropical climate and its Laurasian flora as well.

***

Depuis mes essais qui furent publiés dans Adansonia en 1969 (7) sur le problème d'ensemble des origines des Angiospermes tropicales, une nouvelle étape importante dans la connaissance de l'histoire de la Terre a été franchie. La théorie de WEGENER que j'estimais alors indispensable au fondement solide de l'histoire des flores tropicales, après avoir été délaissée, a été remise à la lumière, considérablement étendue et modifiée d'ailleurs avec l'appui de faits nouveaux apportés par l'exploration des fonds océaniques et l'estimation chiffrée de leur expansion (11). Cela nous vaut ces nouvelles théories sur les plaques constituant la croûte terrestre qui supportent continents et océans, et dont les déplacements relatifs expliquent aujourd'hui ce qui fut appelé la « dérive des continents » ainsi que la formation des chaînes de montagnes parallèles aux rivages océaniques, etc. De nouvelles bases pour l'histoire des flores ne pouvaient manquer de s'établir. Je trouvai dans le remarquable livre de FLORIN sur la distribution des Conifères dans l'espace et le temps (5) des arguments justifiant une nouvelle conception de l'histoire des flores tropicales étayée sur ces théories récentes des géophysiciens et des géologues. Je l'ai exposée dans des notes publiées dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences et dans Adansonia (14-15). Rappelons brièvement ces hypothèses de base.

Source : MNHN, Paris

Les continents, au Permien, étaient réunis en un seul continent, la Pangée, ou en deux plus ou moins séparés par la mer mésogéenne ou Téthys : la Laurasie, au nord, formée de l'Asie, de l'Europe et de l'Amérique du Nord; le Gondwana, au sud, groupant l'Amérique du Sud, l'Afrique, Madagascar, l'Inde péninsulaire, l'Australasie y compris la Nouvelle-Guinée et le continent antarctique. J'ai concrétisé dans un schéma ce que pouvait être cette Pangée permienne, tenant compte de ce que l'on sait aujourd'hui de ces liaisons intercontinentales. La dislocation des continents et la formation des océans qui les séparent aujourd'hui commença à la fin de la période permienne et se poursuivit durant l'ère mésozoïque et jusqu'au début du Tertiaire[1].

Ces conceptions apportent le fondement solide nouveau pour l'histoire des flores angiospermes qui manquait jusqu'alors. La phytogéographie nous montre des distributions très variables des groupes taxonomiques des Angiospermes à la surface de la Terre, tantôt liées à un seul continent; plus souvent on les retrouve partout, souvent encore leurs aires géographiques sont disjointes, parfois étrangement, et séparées par de longs diastèmes. Le support géographique désormais admis pouvait être vraisemblablement à la base de toutes les explications chorologiques. La nécessité de liaisons terrestres pour permettre le déplacement des flores était apparue depuis toujours, elle avait conduit à la théorie des ponts intercontinentaux, car celle des transports océaniques à longue distance, s'ils sont vraisemblables ou certains dans des cas particuliers, pouvait difficilement être acceptée dans une explication générale de la distribution des flores.

Ainsi est établi le point de départ physique de la théorie que nous proposons. Les explications particulières à chaque famille doivent tenir compte à la fois de l'histoire hypothétique de la Pangée et de sa dérive du Permien au Tertiaire, et des aires géographiques actuelles. Reconnaissons tout de suite qu'il est une donnée essentielle qui manque pour étayer ces essais de reconstitution, celle des aires paléogéographiques des groupes floristiques. D'immenses progrès sont encore à attendre de la recherche et de la détermination des fossiles des ancêtres des plantes actuelles. Ils font malheureusement grandement défaut aujourd'hui. Heureusement les travaux de Florin sur les Conifères dans le temps et l'espace étaient assez avancés et sûrs pour me permettre d'établir les bases de notre hypothèse explicative pour l'histoire des Conifères tropicaux. Ceux-ci qui, curieusement, foisonnent dans les régions du sud-est asiatique (**14-15**), indomalaises et australiennes, ont de nombreux fossiles dans les pays les plus septentrionaux, Alaska, Groenland, Sibérie, Spitzberg et aussi dans des pays à climats tempérés où ils n'existent plus aujourd'hui, Amérique du Nord et Europe. Ce rapprochement m'a paru justifier cette hypothèse que ces fossiles des pays froids ou tempérés d'une flore tropicale étaient des vestiges d'une flore pangéenne de Conifères tropicaux qui avait existé de l'Alaska à l'Indo-

1. Rappelons quelques chiffres parfois cités : début de la formation de l'océan nord atlantique 200 M.A.; séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud 120-150 M.A.; formation du moyen Atlantique 110 M.A.; détachement de l'Inde 40 M.A.; détachement de l'Australie du continent antarctique 40 M.A.

Source : MNHN, Paris

malaisie. Elle persista dans le sud-est asiatique et son prolongement de l'archipel malais parce qu'*elle y vécut toujours sous un climat tropical stable* ressemblant à celui qui y règne aujourd'hui, tandis qu'elle fut balayée en Amérique, en Europe et en Asie septentrionale par des changements climatiques, en rapport évidemment, vu l'étendue considérable des changements, avec de vastes perturbations géographiques.

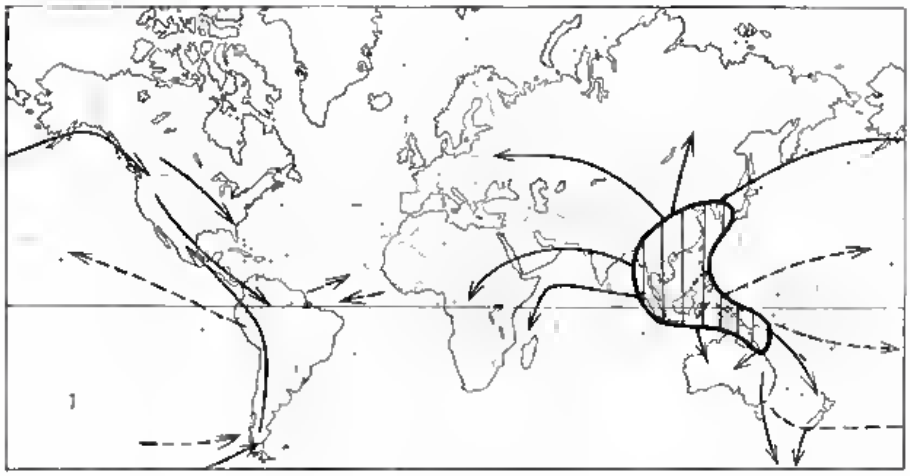
Si nous revenons aux aires géographiques actuelles des Angiospermes tropicales, c'est-à-dire aux seuls faits connus ou presque, qui nous permettent de fonder des hypothèses sur leur origine et l'histoire éventuelle de leurs migrations depuis le Crétacé, je dois reconnaître les limites de la valeur de nos raisonnements et déductions. D'une part la connaissance des aires actuelles des familles n'est qu'imparfaite et sans doute encore incomplète. D'autre part elles ne coïncident sûrement pas avec leurs aires les plus anciennes, qui nous demeurent le plus souvent inconnues, à la seule exception des familles demeurées dans le sud-est asiatique et la Malaisie, qui ont évolué sur place depuis des temps très anciens, sous climat tropical, Nous pensons que l'aire actuelle asiatique et malaise de celles-ci *n'est qu'une part de l'aire ancienne, vraisemblablement beaucoup plus vaste*, si l'on en juge d'après l'évolution, connue d'après FLORIN, dans le temps et l'espace des Conifères tropicaux qui précédèrent ces Angiospermes primitives.

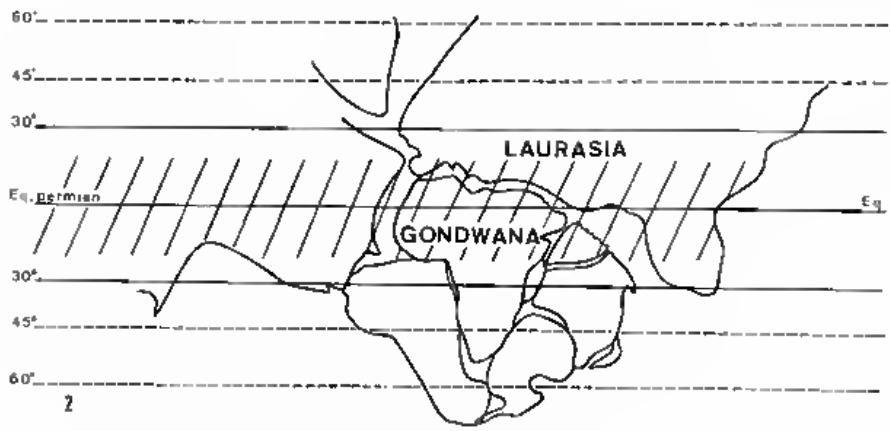
Nous voulons cependant esquisser leur histoire, limitée dans cette première note aux familles généralement reconnues comme les plus anciennes du Monde végétal actuel, constituant les ordres les plus primitifs des Magnoliales, Laurales et Annonales. Un fait général peut être mis immédiatement en évidence; ces ordres sont presque exclusivement tropicaux; nous reviendrons sur quelques exceptions. C'est un argument qui est apporté à une hypothèse générale évolutive que nous avons proposée ailleurs (7), et qui semble admise aujourd'hui par plusieurs botanistes (VAN STEENIS, TAKHTAJAN (8), AXELROD (9), A.-C. SMITH (13), selon laquelle l'origine des Angiospermes, comme celle des Conifères qui les ont précédés, se place dans la bande tropicale largement comprise. Certaines familles ont évolué et ont migré pour demeurer toujours sous climat tropical, d'autres ont évolué et sont adaptées aujourd'hui aux climats tempérés ou froids. Celles-ci forment aujourd'hui l'ensemble des flores tempérées et froides.

D'après FLORIN, les genres de Conifères tropicaux foisonnent dans la région sud-est asiatique, l'archipel malais et l'Australasie — c'est-à-dire dans une partie de leur aire pangéenne, et plus précisément surtout laurasienne — à l'extrémité Est de la Laurasie. Constatons qu'il en est de même pour les Angiospermes les plus primitives. Cela a été montré par TAKHTAJAN et A.-C. SMITH. Ce dernier (13) en conclut que l'origine des Angiospermes doit être placée dans cette région du Monde.

La figure 1, établie d'après une carte de A.-C. SMITH (13) montre hachuré le domaine pangéen et actuel, tropical et subtropical, des familles considérées comme les plus primitives, d'où elles auraient essaimé dans le monde, les unes par voie terrestre, les autres par transports par voie maritime à longue distance. Les directions possibles des migrations sont indiquées sur la carte. Nous ne nous rallions pas à cette théorie. Nous

Source : MNHN, Paris





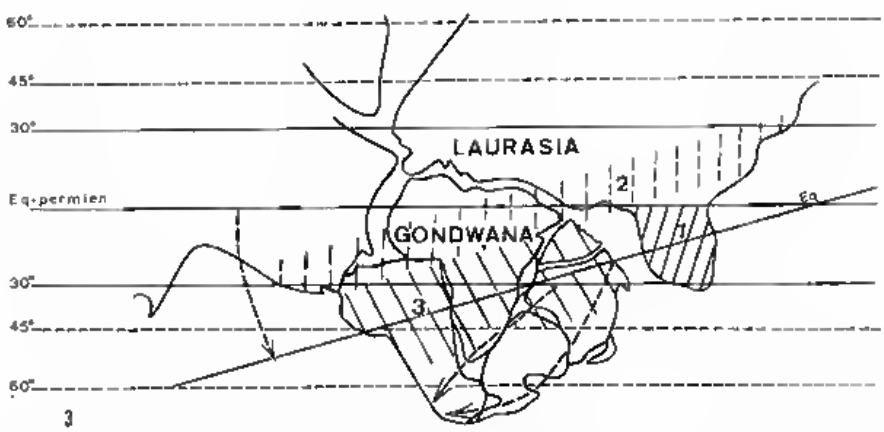


Fig. 1. — Centre d'origine des Angiospermes primitives et leurs hypothétiques routes de migration par voies terrestres (traits pleins) ou par transports à longue distance (traits discontinus). D'après A. C. Smith (1970 et 1973).

Fig. 2. — La Pangée permienne et l'équateur permien. Flore laurasienne primitive.

Fig. 3. — La Pangée après son déplacement d'ensemble vers le nord-est, l'Asie du sud-est et l'archipel malais faisant charnière et demeurant en place. Position relative de l'Équateur. La flèche à gauche indique le sens du déplacement équatorial apparent; les flèches à droite le sens de la migration antarctique de certains groupes floristiques australs.
1, Flore laurasienne primitive; **2**, Vestiges de la flore laurasienne; **3**, Flore gondwanienne.

Source : MNHN, Paris

ne pouvons concevoir que le centre d'origine des familles angiospermes les plus primitives soit uniquement cette aire orientale où effectivement elles sont aujourd'hui encore particulièrement abondamment représentées, par raison d'analogie avec les Conifères tropicaux, qui eux aussi proliférèrent dans la même région orientale mais qui incontestablement existaient aussi dans la Pangée, dans les zones septentrionales aujourd'hui froides ou tempérées de l'Alaska au Spitzberg, Groenland et Sibérie, d'où ils ont aujourd'hui disparu. Pourquoi *a priori* les Angiospermes les plus primitives succédant aux Conifères n'auraient-elles pas eu une distribution mondiale aussi vaste? En outre, à moins de supposer que toute la Terre ait eu un climat chaud au Mésozoïque, ce qui nous paraît invraisemblable car la distribution des températures à sa surface se fit toujours d'après un gradient diminuant de l'équateur aux pôles, il est inconcevable qu'une flore physiologiquement tropicale ait pu migrer impunément dans les régions arctiques et antarctiques les plus froides comme il est proposé dans la carte de A.-C. Smith.

Refusant donc un centre d'origine unique des Angiospermes primitives, nous préférons concevoir des origines polytopiques, et sans doute aussi des origines polyphylétiques, dans toute la bande tropicale qui exista de tout temps, à l'intérieur de laquelle purent se faire des migrations liées à la configuration géographique changeante au cours des époques ainsi que des évolutions indépendantes des phylums.

Pour nous, la flore primitive des Angiospermes tropicales s'étendit sur tous les territoires considérables de la Laurasie tropicale, les unes s'étendant dans toute la bande, d'autres ayant des domaines plus restreints, les uns plus occidentaux, les autres plus orientaux, d'autres plus centraux. Toutes ensemble elles constituaient la flore laurasienne primitive.

Si notre hypothèse d'une origine laurasienne étendue des familles vivantes d'Angiospermes primitives est admise, il en découle la nécessité d'autres hypothèses géophysiques. A l'exception de l'extrême est-asiatique, toutes ces familles ont disparu des territoires septentrionaux qui formaient la Laurasie. Cela implique évidemment un déplacement de la bande équatoriale où elles vivaient à leur origine, jusqu'à l'emplacement de la bande équatoriale actuelle, déplacement qui nécessairement s'effectua du nord vers le sud par *pivotement autour d'une charnière approximativement fixe, précisément à placer vers l'Asie du sud-est et la Malaisie*. Si on admet que la position des pôles n'a pas changé, cela implique un déplacement d'ensemble de la Pangée vers le nord-est. Depuis qu'il est admis que les continents et les plaques qui les supportent se sont déplacés et se déplacent à la surface de la Terre, des déplacements d'ensemble de la Pangée ne sont pas invraisemblables. Aux géophysiciens et géologues de les déceler physiquement. Mais rappelons que les arguments tirés de l'évolution de la distribution géographique des groupes floristiques ont leur valeur propre, dont il convient de tenir compte pour une théorie explicative, dans la mesure où ils ne sont pas en contradiction avec les données de la géophysique présentes et futures.

Après ces considérations de méthodologie générale, nous précisons

Source : MNHN, Paris

comment nous envisageons les grandes lignes du déplacement des familles appartenant aux ordres les plus primitifs, objet de cette première étude,

Le croquis de la figure 2, tiré d'une note précédente (16), indique la ligne hypothétique d'un équateur permien et la bande tropicale correspondante, traversant l'Amérique du Nord, — celle-ci déplacée vers le sud-ouest par rapport à sa position actuelle, — l'Europe, le nord de l'Afrique, l'Inde encore soudée au continent africain, l'Asie du sud-est et la Malaisie. Cette bande comprendrait sensiblement la Mésogée hypothétique qui sépara la Laurasie du Gondwana, voie maritime par ailleurs utile pour expliquer certains déplacements floristiques liés aux rivages et aux secteurs maritimes. Dans cette bande nous retrouvons évidemment le pays extrême oriental des familles encore abondamment représentées du sud de la Chine à l'archipel malais. Nous croyons que les souches des plus anciennes familles tropicales auxquelles nous nous intéressons existaient déjà dans toute cette bande laurasienne de l'Alaska à la Malaisie.

Sur le croquis n° 3 est placé — simplement pour concrétiser les situations — un équateur crétacé après le déplacement supposé de la Pangée vers le NE, avec la bande bioclimatique équatoriale correspondante. *L'extrême sud-est laurasien demeure toujours le domaine de la flore laurasienne primitive restée sur place.* Une flore nouvelle proprement gondwanienne s'établit et règne alors en Amérique du sud, en Afrique centrale, dans l'Inde et partiellement en Australie dans toutes les contrées devenues équatoriales. Au nord de l'Amérique du Sud et en Afrique septentrionale persistent des fossiles et même quelques restes vivants de la flore laurasienne, ceux-ci fixés et non entraînés dans son déplacement vers le sud.

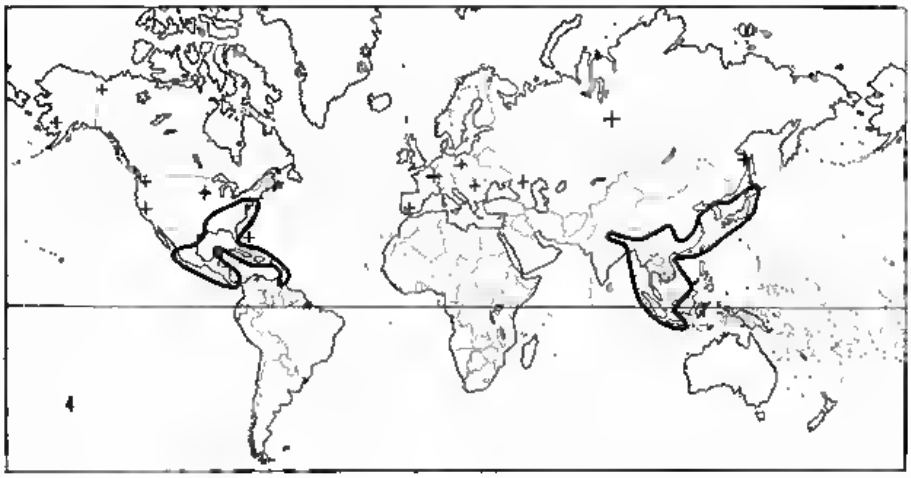
La flore gondwanienne australasienne tropicale (Australie et Nouvelle-Guinée) née dans l'est équatorial du Gondwana put aussi se déplacer vers les territoires de l'Australasie méridionale, du continent antarctique, de l'Afrique du Sud et de l'Amérique du Sud. Cette voie sera celle suivie par plusieurs groupes floristiques à aires actuellement australes (Types n°s 5-6), de même que plusieurs genres de Conifères et notoirement le genre *Nothofagus* ont suivi cette même voie (5).

Madagascar, probablement située très au nord de sa position actuelle, est alors soudée à l'Afrique et aussi plus ou moins reliée à l'Inde et à l'Australie, ce qui explique certaines affinités floristiques entre ces sous-continents.

Ultérieurement l'Amérique se séparera de l'Afrique, puis nettement plus tard, semble-t-il selon les géographes, l'Inde se dirigera vers la Laurasie pour occuper sa position actuelle; l'Australasie se dégagera et se rapprochera de l'Indo-Malaisie, avec laquelle elle aura des échanges floristiques dès le début du Tertiaire. Le continent antarctique se rapprochera du pôle sud qu'il coiffera finalement de l'inlandsis actuel.

Avant les séparations continentales, les flores auront pu se déplacer dans les bandes tropicales et subtropicales, les familles établies dans le sud-est asiatique et l'archipel malais sont toutes laurasiennes depuis la plus lointaine origine, à l'exception de quelques instrusions de la flore australasienne (surtout de la Nouvelle-Guinée) au Tertiaire, après le rapprochement des deux socles continentaux. Ces mêmes familles laurasiennes

Source : MNHN, Paris



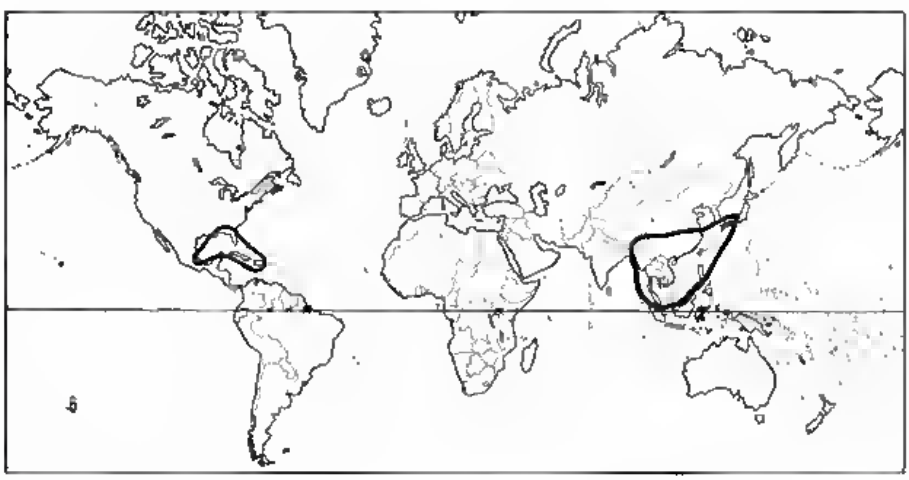


Fig. 4. — Distribution du genre *Magnolia* et emplacement approximatif (+) des gisements fossiles. Type 3.

Fig. 5. — Distribution du genre *Liriodendron* et aires des gisements fossiles, hachurées, en Amérique du Nord depuis le Cénomanien et en Europe depuis la fin du Crétacé. Type 3.

Fig. 6. — Distribution du genre *Illicium* d'après HUTCHINSON. Type 3.

Source : MNHN, Paris

sont souvent présentes en Afrique et en Amérique du Sud en mélange avec la nouvelle flore gondwanienne. Mais elles ont pu évoluer dans le Gondwana et se différencier plus ou moins de celles qui ont survécu en place dans l'aire extrême orientale asiatico-malaise, d'autant plus que leurs aires ont été depuis longtemps physiquement isolées les unes des autres par les mers et les déserts. Il en résulte que l'on peut trouver aujourd'hui dans la même famille des lignées phylétiques, à l'échelle des genres, les unes laurasiennes, d'autres gondwaniennes, sans doute proches mais différentes en Afrique, en Amérique, et en Asie, les lignées est-asiatiques étant en principe les plus primitives. C'est ce que nous croyons avoir mis en lumière à propos de notre étude phylétique de la famille pantropicale des Sapotacées (11) où nous avons distingué lignées phylétiques de l'Asie du sud-est et lignées phylétiques africaines par exemple. Par ailleurs, bien que les deux continents Amérique du Sud et Afrique fussent longtemps soudés, leur séparation a eu pour effet évolutif de séparer dans l'un et l'autre des lignées phylétiques parfois très affines, mais cependant distinctes. Un seul genre sur les quelque 120 genres de la famille, *Manilkara*, à la vaste expansion mondiale, est commun à tous les continents.

Lors du déplacement d'ensemble ultérieur vers le sud-est de cette bande équatoriale consécutive au déplacement réel de la Pangée vers le nord-est, *la région sud-est asiatique faisant charnière*, toutes les familles laurasiennes suivirent vers le sud, chacune de leurs divisions fragmentaires suivant sa propre voie en fonction des possibilités de migrations. C'est ainsi que l'Amérique du Sud tropicale fut peuplée de groupes laurasiens venant de l'Amérique du Nord, de même la flore laurasienne de l'Europe et de l'Afrique septentrionale envahit l'Afrique centrale. De cette migration générale subsistent quelques éléments floristiques attachés aujourd'hui encore à des contrées tempérées chaudes. Par exemple chez les Annonacées, famille typiquement — et même exclusivement tropicale sauf ces très rares exceptions — les genres *Asimina* et *Deeringothamnus* aux U.S.A.; chez les Lauracées *Laurus* et 8 genres de l'Amérique du Nord. Citons encore comme trace de la liaison interméditerranéenne Europe-Afrique les fossiles d'Annonacées crétacés et postéocènes trouvés en Égypte ou au Sahara soudanais (CHANDLER, BOUREAU, FRITEL).

L'Amérique du Nord a également conservé d'assez nombreuses Magnoliacées, *Magnolia* et *Liriodendron*, typiquement laurasiennes.

Une flore nouvelle prit naissance et évolua dans cette nouvelle bande tropicale pangéenne qui à l'est de l'Afrique demeura coupée par l'Océan Indien de la flore laurasienne laquelle se maintenait isolée dans le sud-est asiatique et l'archipel malais. C'est cette flore nouvelle répandue au travers du Gondwana, associée vraisemblablement à des éléments laurasiens conservés et modifiés que nous appelons la flore gondwanienne. Elle recouvrait l'Amérique du Sud, l'Afrique centrale, Madagascar, l'Inde et une grande partie de l'Australasie. Certaines fractions migrèrent vers les pointes sud de ces continents. A l'extrême est, des ensembles floristiques australasiens, migrant en direction du sud atteignirent le continent antarctique et, de là, l'extrémité de l'Amérique du Sud, suivant une voie empruntée

Source : MNHN, Paris

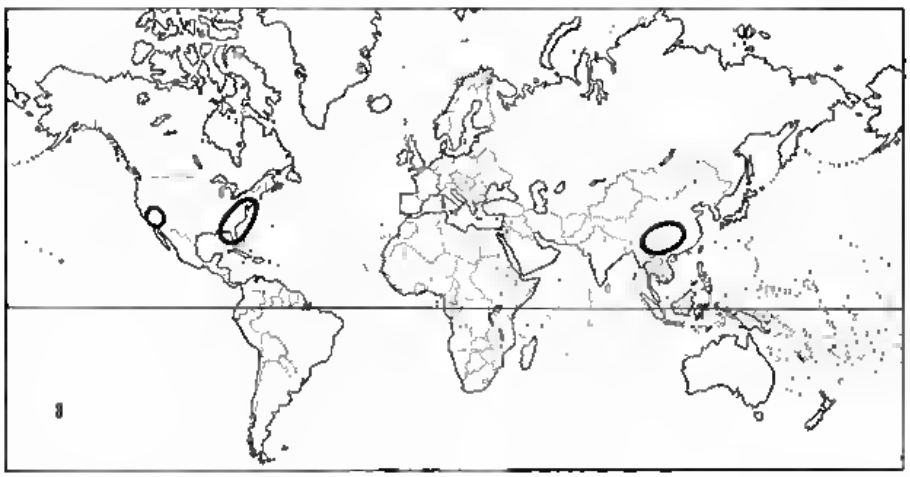


Fig. 7. — Distribution de la famille des Schizandracées. Type 3.

Fig. 8. — Distribution de la famille des Calycanthracées d'après HUTCHINSON. Type 3.

Fig. 9. — Distribution des Atherospermatacées (Alliance des Monimiacées) d'après A. C. SMITH. Type 5. Manque la petite aire du genre *Laureha* à la pointe extrême sud de l'Amérique du Sud.

Source : MNHN, Paris

également par des genres de Conifères austraux, *Araucaria*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, et rappelons-le, par le genre *Nothofagus*.

1. DES ORDRES GÉNÉRALEMENT CONSIDÉRÉS COMME LES PLUS PRIMITIFS : MAGNOLIALES, LAURALES, ANNONALES

Nous avons groupé entre 8 séries biogéographiques numérotées les aires des familles ou groupes floristiques les plus anciens. La récapitulation des 8 types est placée vers la fin de cette note.

1. Nous avons dit que la flore laurasienne avait laissé en place dans sa grande migration vers le sud, certains vestiges qui sont aujourd'hui intégrés dans la flore tempérée. Nous pourrons citer des tribus de Rosacées (Maloïdées, Rosoïdées, Prunoïdées), des Césalpiniées (genres *Gleditschia*, *Gymnocladus*, *Cercis*). Ce genre *Cercis* est remarquablement représentatif de l'ancienne flore laurasienne demeurée en place. Son aire actuelle est disjointe entre les U.S.A., la Méditerranée de la France méridionale à la Grèce, la Turquie, l'Asie centrale et la Chine. Un autre genre de Papilionées, *Cladratis*, à son aire disjointe des U.S.A. à la Chine et au Japon.

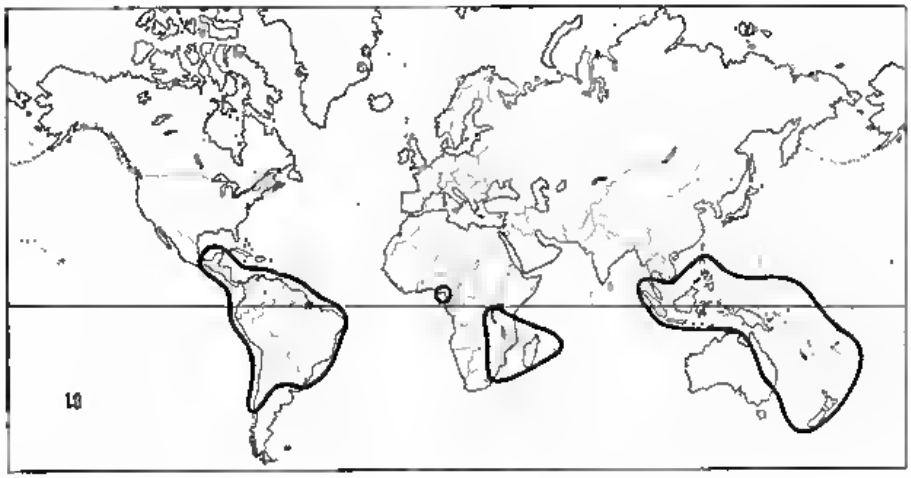
2. La région asiatique et malaise extrême-orientale a conservé son ancienne flore laurasienne : Trochodendracées, de l'Himalaya au Japon; Cercidiphyllacées, Japon; Myristicacées (*partim*), Dilléniées de la famille des Dilléniacées; partie très importante de la famille des Annonacées comptant de nombreux genres endémiques (3 grands genres qui sont communs avec l'Afrique et 2 genres remarquablement panéquatoriaux, *Xylopia*, *Anaxagorea*, sont cités dans le type 4).

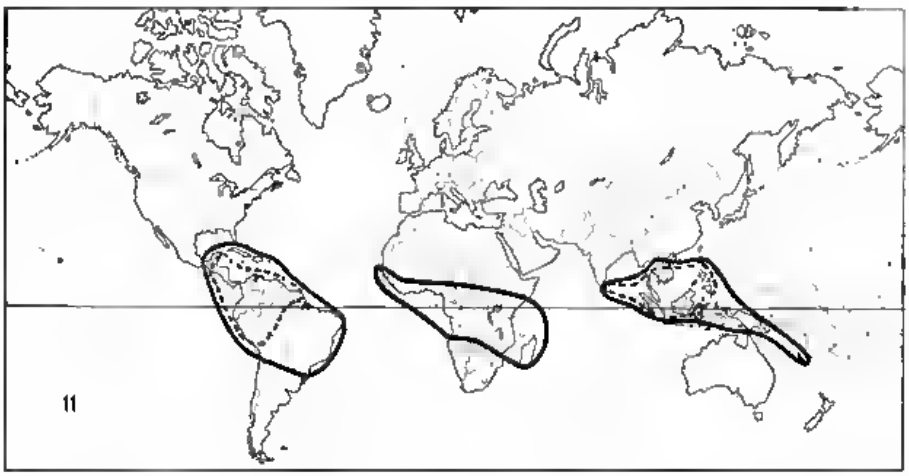
La famille des Myristicacées est à nette prépondérance malaise et donc laurasienne (4 g., 180 sp.). Le genre le plus important (80 sp.), *Myristica*, a son centre d'accumulation en Nouvelle-Guinée et aux Philippines. Plusieurs genres affines se trouvent à Madagascar, en Amérique centrale au sud du Mexique, et dans le nord de l'Amérique du Sud. Les genres de l'Afrique centrale formeraient plutôt une branche gondwanienne.

3. La division en deux aires disjointes, l'une américaine, l'autre est-asiatique, avec une large disjonction africaine, de plusieurs familles d'origine laurasienne est fréquente et remarquable. Ces aires semblent correspondre à deux centres d'origines, l'un centré sur l'Amérique du Nord, l'autre sur l'Europe, l'Afrique septentrionale et l'Asie laurasienne.

Certaines petites aires méditerranéennes ou atlantiques paraissent être les vestiges du déplacement de la flore laurasienne vers le sud. Parmi les Lauracées, les genres : *Laurus*, méditerranéen et atlantique, *Apollonias* (I. Canaries et Madère). D'autres se sont maintenus aux U.S.A. : *Umbellaria*, 1 sp. Californie, Orégon; *Sassafras*, 1 sp. U.S.A., une autre sp. existe en Chine centrale; *Lindera*, 2 sp. U.S.A. de cet important genre de l'Asie

Source : MNHN, Paris





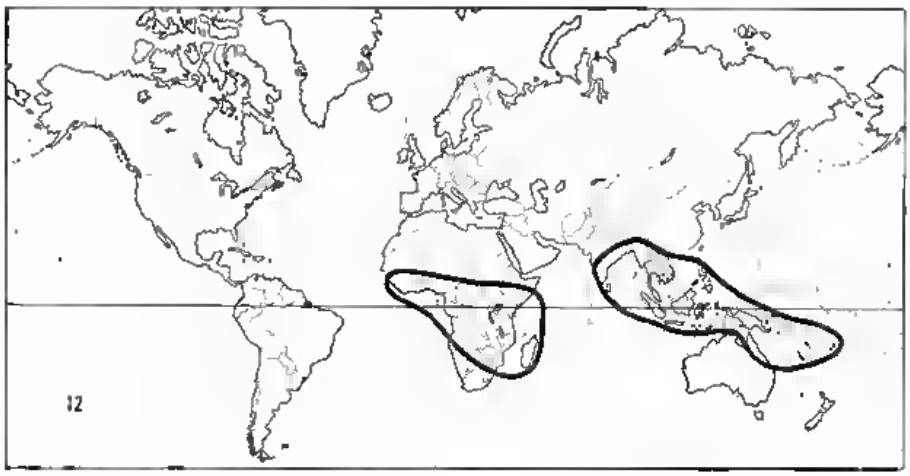


Fig. 10. — Distribution de l'alliance des Monimiacées d'après A. C. Smith. Type 5. Manquent la petite aire du genre *Laurelia* à la pointe sud de l'Amérique du sud et une petite aire entourant l'île de Ceylan

Fig. 11. — Distribution des genres *Xylopia* et *Anaxagorea* (Annonacées) d'après S. Jovet-Ast. Type 4.

Fig. 12. — Distribution du genre *Uvaria* (Annonacées) d'après S. Jovet-Ast. Type 4.

Source : MNHN, Paris

tempérée et subtropicale (60 sp.); *Litsea*, 1 sp. U.S.A., genre asiatique et indomalais (160 sp.); *Persea*, Amérique du Sud, mais 3 sp. U.S.A.; *Ocotea*, U.S.A. (Floride), important genre de l'Amérique du Sud, représenté en Afrique et à Madagascar; *Nectandra* et *Licaria*, genres américains tropicaux multispécifiques, chacun 1 sp. en Floride.

Rentrent dans ce groupe l'ensemble des familles suivantes : Magnoliacées (10 g.), Illiciacées (1 g. proche des Wintéracées), Schizandracées (2 g.), Lauracées (p.), Calycanthacées (2 g.), Césalpiniées (p.).

Lorsqu'il existe une documentation paléogéographique, elle permet souvent de fermer le hiatus constaté entre les aires américaines et asiatiques. Parmi les Magnoliacées par exemple, le genre *Magnolia* avait du Crétacé au Pléistocéne une aire couvrant l'Alaska, l'Europe et la Sibérie. Le genre *Liriodendron* qui n'a plus aujourd'hui qu'une petite aire dans l'Est des U.S.A., et une autre en Chine, est connu depuis le Crétacé (Cénomanien) en Amérique du Nord (Canada et U.S.A.) et depuis la fin du Crétacé en Europe.

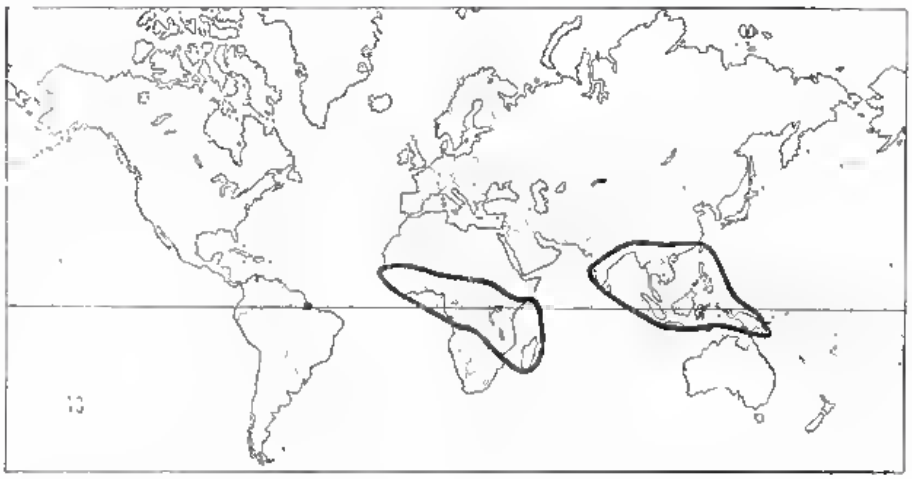
4. Curieuses sont les aires panéquatoriales de certains genres d'Annonacées : genres très voisins, *Xylopia* et *Anaxagorea*, présents de l'Amérique du Sud à la Malaisie, l'un sans disjonction africaine *(Xylopia)*, l'autre absent d'Afrique (*Anaxagorea*). Ce sont de rares témoins de l'antique flore laurasienne, déplacés vers le sud sans avoir beaucoup évolué, à partir de la flore laurasienne de l'Amérique du Nord et de l'Afrique du Nord, tandis qu'ils demeuraient sur place en Indo-Malaisie. Les *Xylopia* ont même pénétré Madagascar, probablement lorsque l'île occupait une position plus septentrionale.

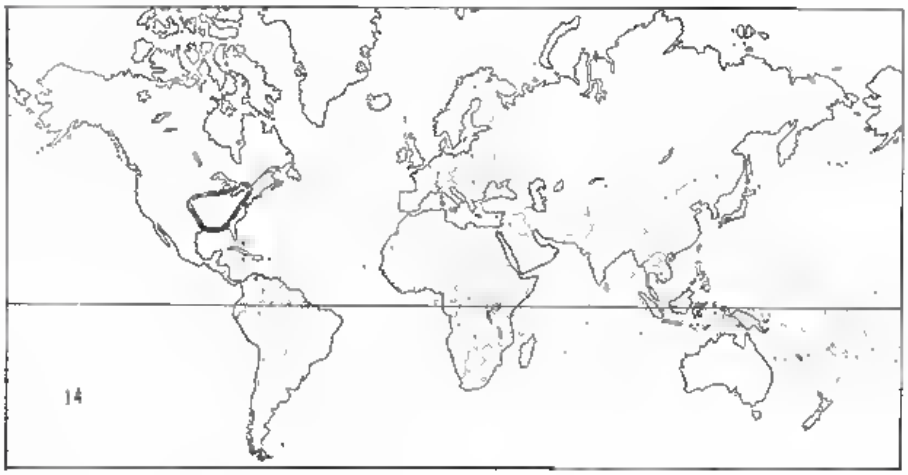
Parmi les Annonacées, hormis ces 2 exemples exceptionnels, il y a d'autres cas de liaison entre des genres africains et des genres indomalais, qui primitivement n'atteignirent pas la flore américaine laurasienne : *Artabotrys*, *Uvaria*, *Polyalthia*. Ces quelques exemples de genres communs à plusieurs continents, trés peu nombreux en regard de l'importance du nombre de genres et de l'expansion tropicale universelle de la famille, permettent de mettre mieux en évidence par contraste son extrême division floristique ainsi que l'endémisme de la plupart des genres, et cela d'autant plus qu'il s'agit d'une famille remarquablement homogéne dans son ensemble. Par ailleurs cette extrême division floristique d'une famille homogène reconnue par tous les monographes de la famille (Fries, Hutchinson, Sinclair, Walker, Diels) garde encore aujourd'hui un certain caractère artificiel qui apparaît lorsqu'on compare entre eux les différents systémes de classification proposés des tribus et des genres, et que ressortissent les diversités d'interprétation pour établir des limites tribales et génériques.

Chez les Lauracées le genre *Beilschmiedia* paraît aussi avoir une aire panéquatoriale, de l'Amérique du Sud, à l'Afrique, Madagascar, l'Indomalaisie et l'Australie, avec une abondance particuliére en espéces africaines.

Le genre *Tetracera* est le seul genre pantropical de la famille des Dilléniacées.

Source : MNHN, Paris





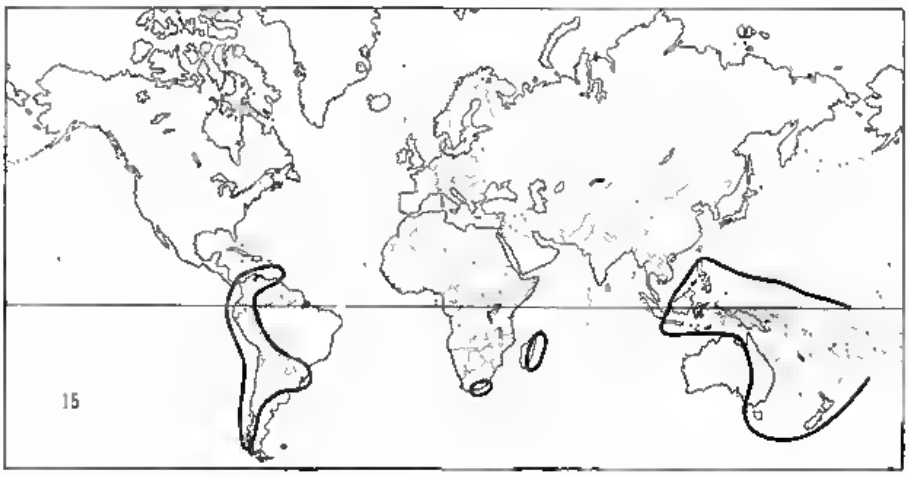


Fig. 13. — Distribution du genre *Artabotrys* (Annonacées) d'après S. JOVET-AST. Type 4.
Fig. 14. — Distribution de l'espèce *Asimina triloba* (Annonacées) d'après T. SCHMUCKER.
Fig. 15. — Distribution des Cunoniacées. Type 5.

Source : MNHN, Paris

5. Les groupes floristiques ici rangés ont une distribution intercontinentale, depuis l'Amérique du Sud, l'Afrique, Madagascar et s'étendent parfois à l'Australasie. *Ils ne sont pas présents, sauf rares exceptions, en Asie du sud-est.* Il s'agit donc de la flore gondwanienne, pouvant cependant comprendre des éléments d'origine laurasienne.

Cette série compte des familles à aires surtout australes, Monimiacées (*p.*), Lauracées (*p.*), Cunoniacées, auxquelles il faut ajouter des Myristicacées, Rosacées (Chrysobalanées, Hirtellées), Dichapétalacées, la famille australe des Wintéracées proche des Magnoliacées, à disjonction africaine. Le passage du genre *Drimys* (4 sp. américaines) de l'Australasie (Nouvelle Guinée, Australie 35 sp.) au Chili s'est fait, avant la dislocation du Gondwana, par le continent antarctique.

Cinq autres genres sont demeurés exclusivement australasiens de la Nouvelle Guinée à la Nouvelle Calédonie et à la Nouvelle Zélande. La petite famille australe des Lactoridacées, monospécifique, dérivée des Wintéracées, est endémique dans l'île Juan Fernandez au large du Chili.

Le passage antarctique a été suivi par le genre *Laurelia* qui est disloqué entre 1 espèce chilienne et 1 espèce néozélandaise. Il est classé dans le groupe Athérospermatacées (Monimiacées) qui compte en outre 5 genres australasiens.

Chez les Rosacées, le genre austral *Acæna* a son aire découpée en 3 parties : Australie et Nouvelle Zélande, extrémité de l'Afrique du Sud, Amérique du Sud depuis le Cap Horn jusqu'à la Californie.

6. Aucun groupe floristique n'appartient à ce type, parmi ceux qui sont étudiés dans cette première partie.

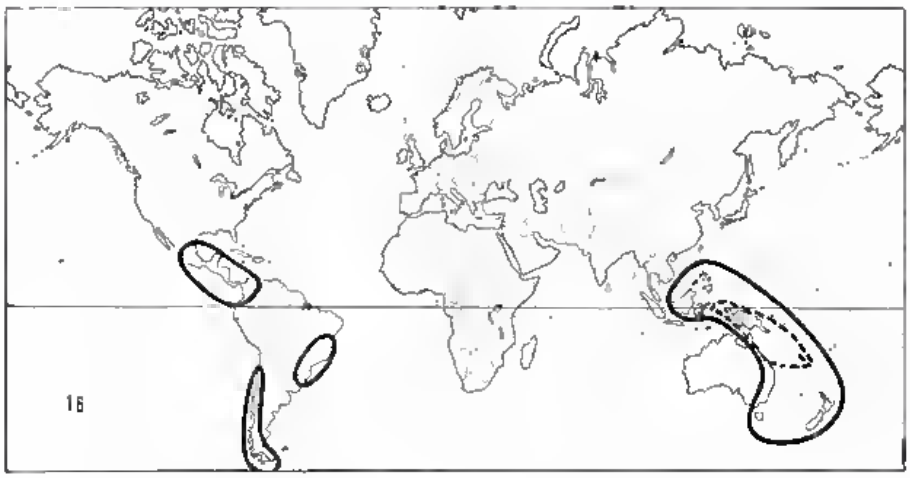
7. Familles gondwaniennes limitées à un seul continent. Elles ne sont pas représentées dans l'Asie du sud-est ni dans l'archipel malais. Ce sont de petites familles endémiques. En Australasie; Eupomatiacées, Austrobaileyacées (end. Australie), Himantandracées. Au Chili, Gomortégacées.

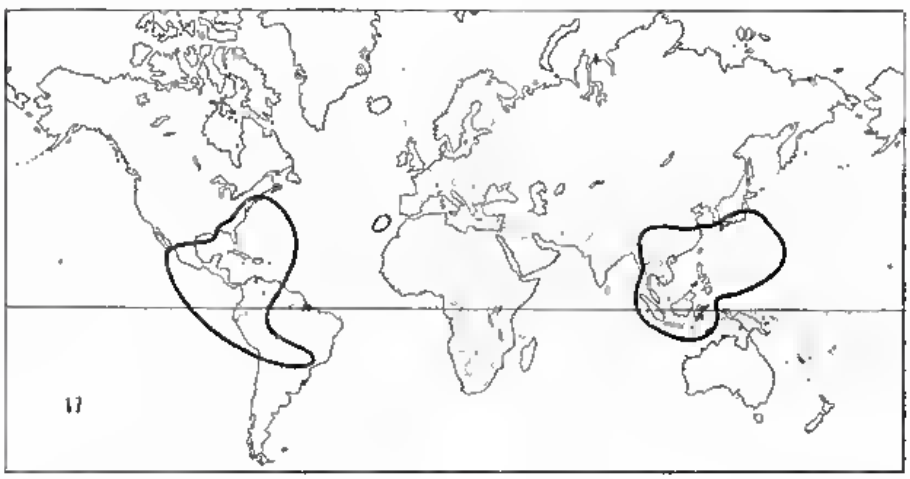
Il est logique de classer, dans cette série, des tribus extraites de familles à l'aire générale très étendue. Par exemple chez les Dilléniacées, famille pantropicale, la tribu des Délimées (à l'exception du genre pantropical *Tetracera*), 6 g. en Amérique du Sud, Amérique centrale, Antilles et celle gondwanienne des Hibbertiées, 5 g. en Australasie.

De la considérable famille homogène des Annonacées, on peut distinguer ici une seule sous-famille bien définie, les Monodoroïdées africaines et une sous-tribu américaine, les Annoninées de l'Amérique du Sud. Le genre *Annona* sud-américain (110 espèces) offre cependant l'exception de quelques espèces africaines ayant subsisté en Afrique après le détachement de l'Amérique de l'Afrique, ou encore résultant de transports océaniques à travers l'Océan Atlantique (*A. glabra*, espèce américaine des marais de la côte atlantique et des Antilles, se retrouve en Afrique occidentale également dans des marais littoraux). Les *Annona* africains n'appartiennent pas à la flore tropicale humide, mais à celle des steppes et savanes.

8. Nous plaçons ici, à part, la petite famille des Canellacées proche des Annonacées et Myristicacées, en raison de sa distribution très particulière.

Source : MNHN, Paris





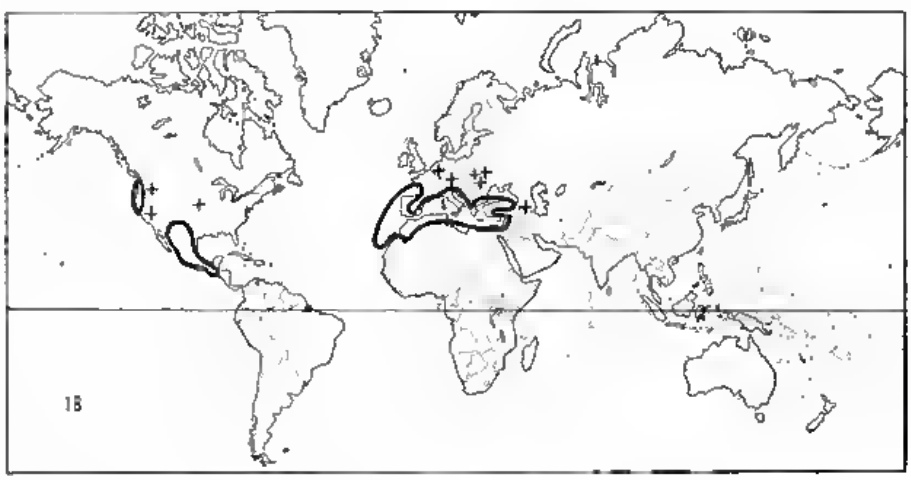


Fig. 16. — Distribution des Wintéracées. Type 5, et du genre *Bubbia* (en pointillé) Type 7. d'après HUTCHINSON.

Fig. 17. — Distribution des Cléthracées d'après HUTCHINSON. Type 3.

Fig. 18. — Distribution du genre *Arbutus* d'après JÄGER. Type 3. Les croix désignent approximativement des emplacements de fossiles d'âge miocène à pliocène.

Source : MNHN, Paris

En Amérique, elle est antillaise, touche le sud de la Floride, le Venezuela et vraisemblablement aussi le Brésil. Un large diastème sépare cette aire sud-américaine d'une aire australe est-africaine, comprenant les montagnes de l'Afrique orientale (*Warburgia*) et Madagascar (*Cinnamosma*). Relier Madagascar et les Antilles en contournant par l'Est le continent africain, n'est pas un exemple unique de ce type de distribution qui fait penser à une extension liée à une communication mésogéenne.

***

Le démembrement de la Pangée, donnait ensuite son indépendance d'évolution à toute la flore gondwanienne sur chaque continent. Des liaisons floristiques persistèrent d'un continent à un autre, qui sont décelables encore aujourd'hui, parfois nettement, mais qui ne pouvaient que s'estomper, et même disparaître avec le temps. Le continent antarctique se déplaçait vers le sud. L'Inde se soudait à l'Asie lui apportant des éléments africains. L'Australasie se rapprochait de l'archipel malais au Tertiaire et des échanges pouvaient s'établir entre flore de l'archipel malais et flore australienne. Madagascar se dégageait de l'Afrique et se fixait dans la position plus méridionale qu'elle occupe aujourd'hui.

DISTRIBUTION DES FLORES TROPICALES ET SUBTROPICALES PRIMITIVES

Chorographie

1. Distribution dans les régions tempérées et tempérées chaudes de l'hémisphère Nord et s'étendant parfois à l'Indomalaisie.

2. Distribution boréale centrée sur l'Asie du SE ou (et) la Malaisie :
   a) débordant parfois sur les territoires adjacents de l'Australasie,
   b) s'étendant à l'Europe, l'Amérique et parfois l'Afrique.

3. Distribution en deux aires disjointes l'une américaine, l'autre de l'Asie du sud-est, avec parfois de petites aires reliques méditerranéennes ou atlantiques.

4. Distribution équatoriale de l'Amérique à l'Afrique, à l'Asie du sud-est, la Malaisie, la Nouvelle Calédonie.

5. Distribution pantropicale australe, avec parfois des liaisons par la voie antarctique.

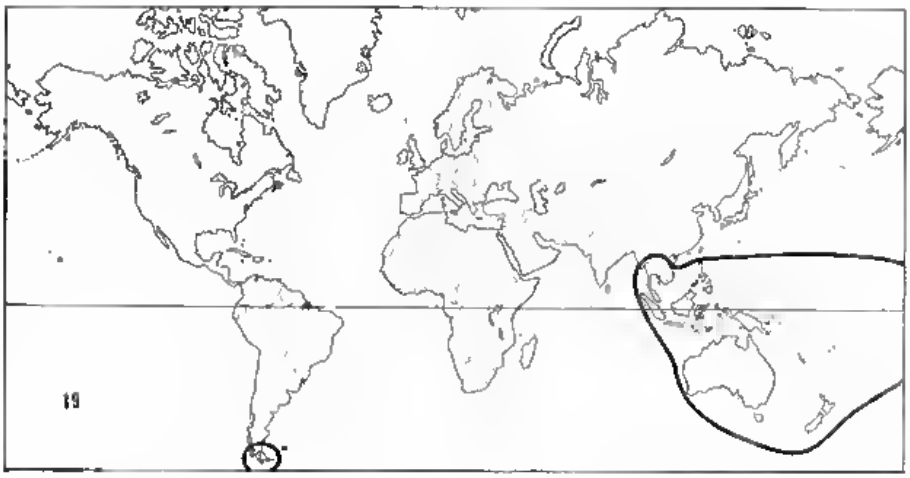
6. Distribution australe, Australasie-Afrique (et Madagascar).

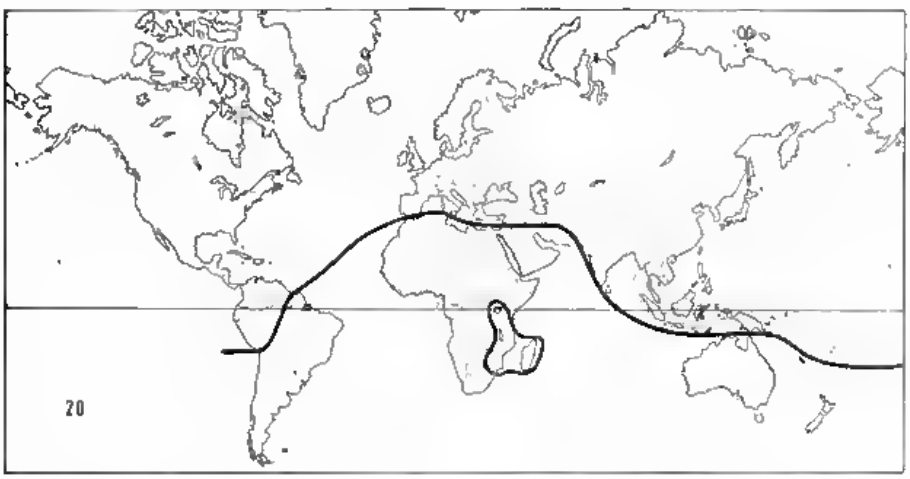
7. Distribution strictement mono-continentale, à l'exclusion de l'Asie du SE

8. Distribution dispersée par aires à caractère relictuel, probablement liées à l'ancienne Mésogée.

Comme on le constatera, les principaux critères de cette classification sont : 1° L'existence de genres reliques dans la zone tempérée boréale,

Source : MNHN, Paris





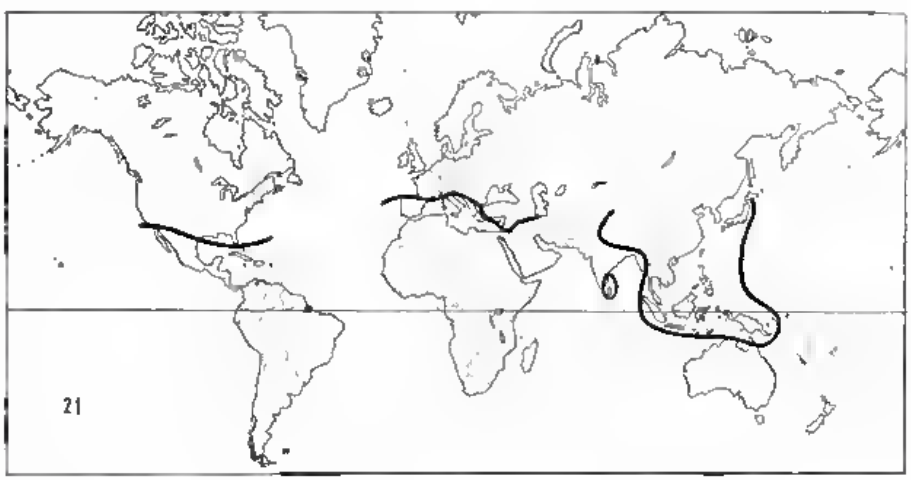


Fig. 19. — Distribution des Epacridacées d'après HUTCHINSON. Type 5.

Fig. 20. — Distribution des Vaccinioïdées. Limite sud du genre *Vaccinium* et aire isolée africaine et malgache. Type 2.

Fig. 21. — Distribution du genre *Rhododendron* d'après GOOD. Type 2.

Source : MNHN, Paris

qui indiquent l'origine laurasienne des groupes floristiques auxquels ils appartiennent. — 2° L'importance donnée à la région Asie du sud-est-Malaisie (*s. lat.*), dont les groupes floristiques appartenant à la flore laurasienne la plus ancienne sont parmi les plus primitifs de la flore tropicale. — 3° Inversement l'absence de la représentation d'un groupe floristique dans cette région indique vraisemblablement son origine ultérieure gondwanienne. — 4° L'existence d'une flore typiquement australe. — 5° Parmi les groupes austraux ceux dont certains éléments passent par le sud de l'Afrique et le continent antarctique. Ce sont des groupes gondwaniens issus de la partie orientale de la Pangée. — 6° La présence fréquente de disjonctions dans les groupes. — 7° L'endémisme continental, ou la distribution pan-continentale.

***

II. — Nous nous proposons maintenant dans une 2e partie d'étudier la chlorologie d'autres familles tropicales ou subtropicales ou même tempérées ayant des prolongements en zone tropicale, sans tenir compte de leur ancienneté phylétique probable, mais dans l'esprit de la théorie que nous avons exposée, c'est-à-dire de rechercher comment par l'application de cette théorie, on peut expliquer la distribution actuelle des familles. Nous commencerons par la famille des Éricacées qui donne l'occasion d'exposer des types particuliers de distribution.

Dans une 3e partie, nous développerons des conclusions critiques générales.

2. ÉRICALES (ÉRICACÉES, ÉPACRIDACÉES, CLÉTHRACÉES)

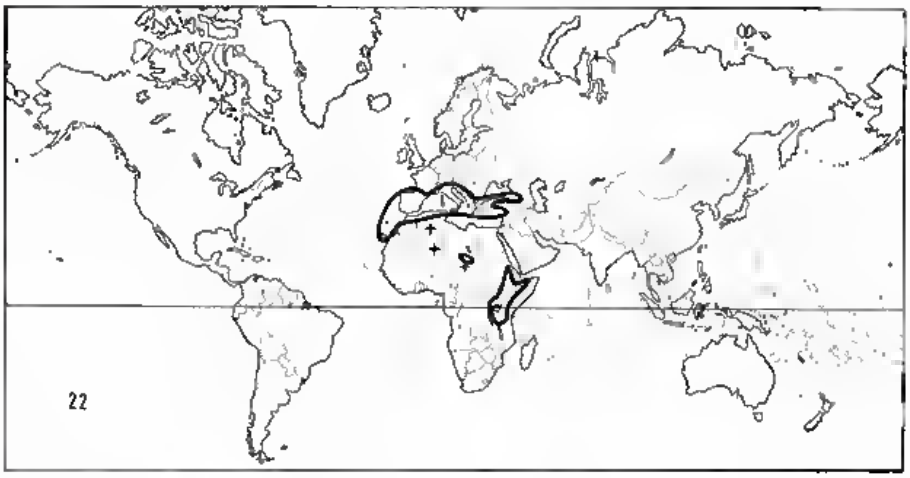
La classification des Éricacées en sous-familles et tribus et la position systématique de certains genres sont encore assez fluctuantes, selon les auteurs. Néanmoins l'ensemble paraît assez connu, côté systématique et côté phytogéographique pour qu'on puisse l'examiner du point de vue chorologique synthétique qui est le nôtre. La famille (*s. lat.*) des Éricacées à cet égard est particulièrement intéressante parce qu'elle présente des types de distribution originaux.

La petite famille des Cléthracées n'a que deux genres *Clethra* et *Schizocardia*. Le premier (30 sp.) se distribue suivant le type laurasien commun, en deux aires tropicales disjointes, l'une américaine, l'autre de l'Asie du sud-est et de l'archipel malais. La liaison avec l'ancienne aire laurasienne hypothétique est encore marquée par la survie en Amérique du Nord tempérée de 3 espèces dans l'est des U.S.A., et par une espèce perdue dans l'Océan Atlantique (Madère), celle-ci très loin donc des aires américaines et asiatico-malaise. Le deuxième genre, *Schizocardia*, n'a qu'une seule espèce, signalée dans le petit Honduras britannique.

L'importante famille des Épacridacées est, sauf une unique exception, *Styphelia* (subg. *Leucopogon*), exclusivement australe, donc d'origine gondwanienne. On lui rapporte 23 genres d'arbustes et de petits arbres, avec

Source : MNHN, Paris

350 espèces, abondamment réparties en Australie et Nouvelle-Zélande. *Dacrophyllum*, néo-zélandais typique, se trouve aussi en Tasmanie (2 sp.), dans l'Est australien (2 sp.) et en Nouvelle Calédonie (9 sp.). Le genre *Styphelia* le plus riche en espèces (175 sp.) a une considérable extension



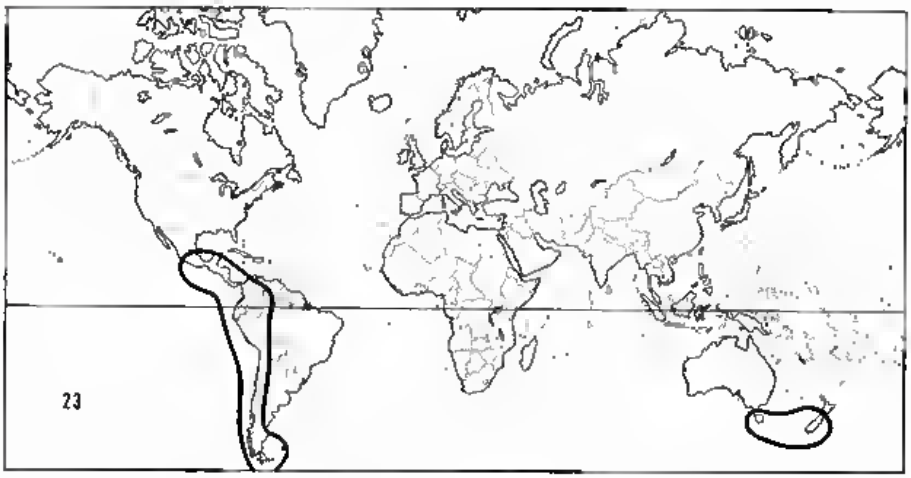


Fig. 22. — Distribution de l'espèce *Erica arborea*, les croix indiquent approximativement des emplacements de pollens. Type 7.

Fig. 23. — Distribution du genre *Pernettya* (Arbutoïdées) d'après HUTCHINSON. Type 5.

puisqu'il dépasse l'équateur au nord (subg. *Leucopogon*); le sous-genre *Cyathodus* se disperse loin dans les îles océaniennes, tandis que le sous-genre *Cyathopsis* est endémique en Nouvelle Calédonie.

La famille est très proche des Éricacées à ce point qu'on peut estimer qu'elles sont des Éricacées australiennes. Plusieurs espèces auraient une origine post-miocène et les genres sont en place au Tertiaire inférieur. Très importante pour la chorologie est la situation géographique du genre

Source : MNHN, Paris

Lebetanthus accroché à l'extrémité de l'Amérique du Sud. Nous y reviendrons à propos des Éricacées africaines.

La famille considérable des Éricacées (*s.l.*) avec 125 genres et 3 500 espèces (SLEUMER) est pantropicale et tempérée mais sa distribution est extraordinaire aux échelons des sous-familles. Les Vaccinioïdées (ou Vacciniacées suivant les auteurs) sont principalement du sud-est asiatique et de la Malaisie (*s.l.*). Le genre *Vaccinium* (450 sp.), de l'hémisphère boréal est répandu à profusion en Malaisie (240 sp.), en Asie, au Japon, en Amérique (130 sp. dont 45 aux U.S.A.), mais avec un curieux effacement en Europe (4-6 sp.); Madère (1 sp.).

Plus curieux encore est le débordement du genre en Afrique orientale et à Madagascar (5 sp.) où il est venu d'Europe en suivant les hautes chaînes de montagnes, sans atteindre, semble-t-il, l'Afrique du Sud. Ce type d'aire est évidemment laurasien. Parmi les Vaccinioïdées citons également les genres : *Costera* (9 sp.) de Malaisie; *Agapetes* abondant dans l'Asie du sud-est (80 sp.), mais aussi présent en Australasie (Nouvelle Guinée et pointe NE de l'Australie, 12 sp.), Nouvelle Calédonie (1 sp.), Fidji (1 sp.); *Dimorphanthera* pourrait être gondwanien (Nouvelle Guinée 61 sp., Philippines 2), en raison de sa prolifération néo-guinéenne.

La sous-famille des Rhododendroïdées est également évidemment laurasienne. Le genre *Rhododendron* (700 sp.) a un centre de concentration principal en Asie du sud-est (525 sp.) et un autre dans l'archipel malais et la Nouvelle Guinée (250 sp.). Comme pour le genre *Vaccinium*, la représentation européenne et du Moyen Orient est faible (9 sp.); en Amérique son aire est exclusivement tempérée (25 sp. aux U.S.A.); il n'a pas d'aire africaine.

La sous-famille des Éricoïdées pose d'autres problèmes chorologiques. Fait exceptionnellement constaté, elle est exclusivement européenne et largement africaine. Le genre *Erica* compte 12 espèces en France; son aire s'étend sur l'Europe septentrionale. L'espèce *E. arborea* mérite une attention particulière. Elle est typiquement méditerranéenne, du Portugal à la Turquie occidentale et à l'Afrique du Nord. Elle couvre aussi les îles atlantiques. Comme les Vaccinioïdées. à la faveur des hautes montagnes de l'Afrique orientale, elle s'étend de l'Abyssinie au Tanganyika. Dans sa « descente » apparente vers le sud elle a laissé des relictes dans des montagnes désertiques aux limites de la Lybie et de la République tchadienne, puis de nombreux pollens fossiles répandus au Sahara.

En Afrique les Éricoïdées, toujours sur les montagnes de l'Afrique orientale, sont représentées par 4 genres endémiques (*Agauria*, *Blæria*, *Philippia*, *Ericinella*), certains connus aussi à Madagascar. Plus remarquablement encore des relictes typiques (*Agauria*, *Blæria*, *Philippia*), coiffent les rares très hautes montagnes de l'Afrique occidentale, Mt. Cameroun, Fernando Po; le genre *Blæria* a au surplus été signalé dans le massif du Nimba en Côte d'Ivoire.

Tous ces genres semblent prisonniers, à l'Ouest, de la forêt dense humide guinéo-congolaise, ce qui pose le problème écologique de leur transmission entre sommets très éloignés les uns des autres. Ils se retrouvent jusque

Source : MNHN, Paris

dans l'Afrique du Sud dont ils semblent bien originaires. C'est dans cette Afrique du Sud que va se poser le plus curieux probléme. En effet le genre *Erica* pauvre en espèces européennes qui, avec l'espèce *E. arborea* traverse le Sahara et s'épanouit dans les montagnes de l'Abyssinie au Tanganyika, s'épanouit étonnamment et brusquement en Afrique du Sud oú on lui attribue des centaines d'espèces.

Ainsi apparaît — d'aprés ce que l'on en connaît — la situation des Éricoïdées, exceptionnelle parce qu'exclusivement européenne et africaine avec une aire générale nord-sud de l'Europe à la pointe méridionale de l'Afrique, et une aire discontinue en Afrique centrale et occidentale. Deux sens opposés de migrations pour le genre *Erica* s'offrent aux réflexions : l'une du nord vers le sud avec des relictes au nord et une explosion de spéciations á l'extrême sud, dans une sorte d'impasse, l'autre du sud partant d'un centre sud de concentration réel et dirigée vers le nord et l'Europe. Cette seconde hypothése nous paraît aujourd'hui[1] plus admissible. Nous avons de pareils exemples de migrations dans d'autres familles. Chez les Coniféres par exemple nous constatons cette poussée en Afrique (et ailleurs) vers le nord, des *Podocarpus*, genre austral très expansif. Les Éricoïdées seraient gondwaniennes et d'origine australe. Ce qui demeure étonnant c'est cette concentration spécifique à l'extrémité sud de l'Afrique (Madagascar exclue), loin de la bande floristique équatoriale.

Nous suggérons une autre hypothèse. Les Éricoïdées, sous-famille d'origine australe, peuvent être morphologiquement et géographiquement rapprochées des Épacridacées australes. Il n'y a pas d'Éricoïdées en Australasie, il n'y a pas d'Épacridacées en Afrique. S'il y avait eu dans le passé une même souche de ces deux groupes systématiques si affines l'un de l'autre, leur rapprochement donnerait l'explication de ces singularités chorographiques. Or dans notre propos précédent sur les Épacridacées, nous n'avons pas fait allusion, volontairement, au genre *Lebetanthus* rattaché à la famille et qui est endémique à l'extrême pointe de l'Amérique du Sud. Il est l'indice de la liaison trés ancienne par la voie antarctique de certains ancêtres des Épacridacées australasiennes avec l'Amérique du Sud. Le jalon qui manque entre l'Australasie et l'Amérique du Sud, pourrait avoir été constitué en Afrique du Sud par les archétypes du genre *Erica*.

Les Arbutoïdées posent d'autres problémes. Certains genres appartiennent à la flore laurasienne d'origine : les uns ont une aire américaine et une aire du sud-est asiatique, type commun qui sera celui du genre *Lyonia* (40 sp.) avec de nombreux représentants dans la zone tempérée des U.S.A. (33 sp.); *Arctostaphylos* compte 30 espèces des déserts semi-chauds des U.S.A.; *Leucothoe* et *Gaylussacia* amazoniens ont laissé aussi quelques espèces aux U.S.A.

Quelques genres ont des aires particulières tel *Diphycosia* (97 sp.) qui appartient à l'archipel malais et à la Nouvelle Guinée; *Arbutus* est

1. Nous avons précédemment adopté la première hypothèse (Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le Monde. Adansonia, ser. 2, 9 (2) : fig. 7 et 9 (1969)). Notre présente étude d'ensemble de la chorologie des Éricales nous fait préférablement adopter la seconde.

Source : MNHN, Paris

méditerranéen, des îles Atlantiques, de l'Amérique centrale et de l'Ouest des U.S.A. Des fossiles ont été découverts aux U.S.A. et en Europe non méditerranéenne (JÄGER) du Miocène au Pliocène.

Deux genres ont des aires plus difficiles à interpréter. *Pernettya* se partage en 2 aires : l'une américaine en longue bande allant du Cap Horn à l'Amérique centrale, remontant les cordillères, l'autre englobe la Tasmanie et la Nouvelle Zélande. C'est encore la voie antarctique qui peut expliquer cette disjonction australe, et donc l'existence d'un rameau gondwanien où, plus haut déjà, nous avons placé l'origine des Éricoïdées.

L'autre genre, *Gaultheria* (150 sp.) paraît plus complexe *a priori*. Il est abondant en Amérique du Sud (85 sp.) avec 5 espèces relictes aux U.S.A., dans l'archipel malais (24 sp.), en Nouvelle-Guinée, et en Asie du sud-est (32 sp.), distribution générale donc laurasienne. Mais on signale aussi des *Gaultheria* (10 sp.) en Australasie, et en Nouvelle Zélande. Cette centrifugation du genre vers l'hémisphère austral paraît incompréhensible. Mais j'ai noté (STEVENS) que 3 espèces de Nouvelle Zélande étaient des *Gaultheria* douteux. La parole est ici aux systématiciens. En attendant des confirmations, il faut reconnaître que *Gaultheria* appartient à la flore laurasienne.

Reconnaissons en conclusion que les Éricales sont surtout caractéristiques de la flore laurasienne, ayant dans le mouvement général de la flore vers le sud, laissé de nombreux représentants en Amérique du Nord tempérée, plus rarement en Europe (Rhododendroïdées, Vaccinioïdées, Arbutoïdées). La disjonction africaine eut été chez les Éricales presque totale si les Éricoïdées gondwaniennes prolongeant l'expansion des Épacridacées, et parties de l'Afrique du Sud, n'eussent détaché quelques genres endémiques sur le continent et n'eussent repoussé les limites de l'espèce *Erica arborea* dans les pays méditerranéens et plus loin encore en Europe occidentale.

Notons enfin que l'écologie pourrait expliquer les remarquables dispersions de certains groupes. Par exemple, chez les *Rhododendron*, les très petites graines seraient aisément dispersées par le vent; chez les Vaccinioïdées beaucoup de petites graines à testa dur, à fruits charnus, seraient propagées par les oiseaux et par de petits animaux.

BIBLIOGRAPHIE RÉCENTE

1. 1942. — SCHMUCKER T. — Silvae Orbis, Berlin.
2. 1952. — CROIZAT L. — Manuel of Phytogeography, or an account of plant dispersal through the world. W. Junk, La Haye.
3. 1955. — AUBRÉVILLE A. — La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. C. R. Soc. Biogéo., 42-49.
4. 1959. — HUTCHINSON J. — The families of Flowering Plants. Dicotyledons I. Clarendon Press, Oxford.
5. 1963. — FLORIN R. — The distribution of Conifer and Taxad Genera in Time and Space. Acta Hort. Burg., 20, 4.
6. 1963. — LOURTEIG A. & COUR P. — Essai sur la distribution géographique des plantes vasculaires de l'archipel de Kerguelen. Com. Nat. Fr. des Recherches Antarctiques : 67-70, 11 cartes.

Source : MNHN, Paris

7. 1969. — AUBRÉVILLE A. — Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. Adansonia, ser. 2, **9** : 189-247.
8. 1969. — TAKHTAJAN A. — Flowering plants. Origin and dispersal. Traduction par C. JEFFREY, Edinburgh.
9. 1970. — AXELROD D. J. — Mesozoic palaeogeography and early angiosperm history. The Botanical Review, **36**, 3.
10. 1970. — SCHNELL R. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. 2 vol. 951 p., Gauthier-Villars, Paris.
11. 1972. — ROUBAULT M. — La dérive des continents. 1503 p., Presses Univ. France, Paris.
12. 1973. — AUBRÉVILLE A. — Géophylétique florale des Sapotacées. C. R. Acad. Sc., ser. D, **276** : 2641-2644; Adansonia, ser. 2, **13** : 255-271.
13. 1973. — SMITH A. C. — Angiosperm evolution and the relationship of the Floras of Africa and America. Smithsonian Institution Press, Washington.
14. 1973. — AUBRÉVILLE A. — Déclin des genres de Conifères tropicaux dans le temps et l'espace. C. R. Acad. Sc., ser. D, **276** : 717-720; Adansonia, ser. 2, **13** : 5-35.
15. 1973. — AUBRÉVILLE A. — Distribution des Conifères dans la Pangée. Essais. C. R. Acad. Sc., ser. D, *276* : 1973-1976; Adansonia, ser. 2, **13** : 125-133.
16. 1974. — AUBRÉVILLE A. — Nouvelle théorie de l'origine polytopique des Angiospermes tropicales. C. R. Acad. Sc. Paris, 245-247.

Laboratoire de Phanérogamie,
Museum, PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) : 29-52, 1974.

RECHERCHES SUR LES RUBIACÉES DE MADAGASCAR LES GENRES *MANTALANIA* ET *PSEUDOMANTALANIA* (GARDÉNIÉES)

par Jean-François LEROY

SUMMARY: Taxonomic study of the genera *Mantalania* and *Pseudomantalania* (*Rubiaceæ*, *Gardenieæ*).

The two genera are isolated and endemic to Madagascar where they have neither ancestors nor descendants among *Gardenieæ*. The 3-4 spp. of these genera are all to be found in the dense rain forest, one of them in the high mountains of Tsaratanana at about 2 000 m above sea level (*Pseudomantalania macrophylla*), the others along the East coast, from about sea level up to nearly 800 m. These plants are remarkable on account of their monocaulous or very little branched bole, reaching a height up to nearly 20 m, their terminal rosettes of big and verticillate leaves, axillary inflorescences, simple pollen grains, and sometimes pleiomerous flowers. All these characters are found as well among the representatives of the genus *Schumanniophyton*, of the African continent, however characterized by terminal flowers on lateral shoots, the development of its branches being a sympodial one. In *Mantalania* and *Pseudomantalania*, the development is monopodial, and the inflorescences are axillary. The present author asserts that the inflorescence of *Mantalania* is homologous of the flower-bearing part of *Schumanniophyton*. Consequently, there is no fundamental difference between the three genera.

In conclusion, a general hypothesis is proposed as to the phylogeny of the development and the evolution. According to this hypothesis, the primitive Angiosperms might have been woody plants with a sympodial development. Two phyla originated from this ancestral stock: one leading to the main bulk of sympodial subligneous and herbaceous plants, the other to a group of plants comprising giant monopodial trees reaching a height up to 50-100 m.

***

Voici une brève monographie taxonomique des genres *Mantalania* et *Pseudomantalania*, genres dont nous avons récemment publié le statut (**1**). Elle sera suivie de considérations théoriques tenant à la phylogenèse du développement et à la genèse de ces plantes en tant qu'élément dans la flore malgache.

I. — TRAVAUX SUR LE TERRAIN, COLLECTIONS

La première récolte scientifique de ces plantes remonte à 1908 (*Perrier 6463*, bords des ruisseaux, Bassin de la Mahevarano, près d'Analalava). Le collecteur ne manqua pas de noter quelques caractères de l'extraordinaire

Source : MNHN, Paris

petit arbre — haut de 15-20 m — qui s'offrait à lui, tout garni de fleurs et de fruits : « fleurs 10-mères, feuilles et inflorescences *verticillées au sommet* des rameaux ». Quelques années plus tard (*Perrier 3571*, près du Sambirano, décembre 1912), la plante était retrouvée, la description excellemment complétée : « arbuste de 4-6 m, *peu rameux*, à *grandes feuilles* souvent doubles des exemplaires récoltés, *groupées au sommet des rameaux*, persistantes, à fleurs blanches ». Observations que confirme la trouvaille de 1923 (*Perrier 15514*, vallée du Sambirano) : « arbuste *très peu rameux à feuilles groupées au sommet des rameaux*. Voantalanina ».

Mais parallèlement, une plante de même aspect, notre *Pseudomantalania*, étroitement apparentée à la précédente, avait été mise en collection (*Perrier 2200*, Mont Tsaratanana, vers 1500 m d'alt., 1912; *Perrier 16430*, Tsaratanana, forêt à mousses et sous-bois herbacés, vers 2 000 m d'alt. avril 1924)[1]. Les notes de PERRIER sur cette plante sont d'un grand intérêt « petit arbre à tronc atteignant 10-12 m de haut, mais dont le *diamètre ne dépasse pas* 20 cm — *non rameux*, les feuilles (parfois *deux fois plus grandes* que le plus grand exemplaire récolté) *groupées au sommet* de la tige en 4-5 verticilles de 7 feuilles — les fleurs très nombreuses groupées à l'aisselle des feuilles et tout autour de la tige entre les 2 derniers verticilles et les 2 premiers, blanc-jaunâtre » (*Perrier 2200*); et encore : « arbre de 10-15 m à *feuilles groupées au sommet* des rameaux *épais* — fl. rouge pourpre — fruit comestible agréable. Cet arbre offre la plus grande ressemblance avec le *voantalangina* du bas Sambirano, mais il ne me semble pas possible que ce soit la même plante, *feuilles parfois 2 fois plus grandes* que l'échantillon » (*Perrier 16430*).

Dès les premières prospections de PERRIER, donc, entre 1908 et 1924 des représentants de nos deux genres avaient fait l'objet de récoltes et d'observations.

II. — LES TRAVAUX DE A.-M. HOMOLLE ET DE R. CAPURON

On doit à Mlle HOMOLLE les premières tentatives de détermination. Elles se situent avant les travaux, maintenant classiques, de KEAY, sur le genre *Gardenia* (1958) (**2**), et se réfèrent aux seuls récoltes de PERRIER. D'emblée la recherche se circonscrit autour du genre *Gardenia*, et les manuscrits qu'elle nous a laissés où sont rédigées trois diagnoses latines montrent que la conception qu'elle se faisait du genre — celle de l'époque — est extrêmement large, franchement inadmissible aujourd'hui. Quatre coupures taxonomiques sont reconnues, de niveau spécifique (*Gardenia flavescens*, *G. purpurea*, *G. longistipulis*. *G. sambiranensis*), sans souci de hiérarchisation, là où nous n'en voyons qu'une et de niveau générique.

C'est CAPURON, dans un important ouvrage inédit et certainement provisoire sur les Rubiacées de Madagascar (**3**), qui marquera la première

1. La chronologie des récoltes de PERRIER DE LA BATHIE reste incertaine; on est surpris, en particulier, que le n° 2200 soit de 1912 et le 6463 de 1908.

Source : MNHN, Paris

grande étape de nos connaissances. Depuis 1924 beaucoup de récoltes, notamment celles du Service forestier, sont venues grossir les collections. CAPURON, avec sa prudence habituelle, propose la reconnaissance d'un « *Mantalania* gen. nov. (?) » qui comprendrait « plusieurs espèces ». Il donne une description, en français du genre et de deux espèces, « les seules dont on ait du matériel complet », précise-t-il.

Pour comprendre la position de CAPURON, nous devons essayer de dater le moment où elle est exprimée ; ce que permet l'analyse de son manuscrit. Celui-ci fait état de deux espèces, *Mantalania sambiranensis* et *M. macrophylla*, référées respectivement aux numéros *4598 SF* et *6117 SF* d'une part, *3058 SF* d'autre part, la deuxième espèce ayant été observée « également dans le Massif de l'Ambohimirahavavy ». Toutes ces récoltes sont de 1951-1952. L'auteur ajoute cependant quatre numéros ; un sans date, deux de 1953, un de 1959, dont il dit que peut-être ils constituent une seule espèce. Ses propres récoltes de 1963, 1966, 1968, ne sont pas mentionnées, ni celles de PERRIER, ni celles de HUMBERT. Par ailleurs 1) le genre *Mantalania* n'est pas mentionné dans le mémoire ronéotypé « Introduction à l'étude de la Flore forestière de Madagascar », de 1957 (4), 2) la bibliographie de son manuscrit sur les Rubiacées ne va pas au-delà de 1960. Il y a donc, on le voit, tout un faisceau d'éléments permettant de cerner la date et le lieu de rédaction du texte en cause, lesquels seraient : Madagascar (l'ignorance des collections de Paris étant impliquée) et les années 1960-1962.

Ce ne serait que postérieurement que CAPURON a été amené à annoter l'ensemble de la collection du Muséum. Bref, il semble établi que le manuscrit en cause a été rédigé à l'époque dans l'ignorance des herbiers de Paris (collections PERRIER et HUMBERT) et des travaux de Mlle HOMOLLE, et avant 1963, année de récolte du n° *22832 SF*, très originale espèce de *Mantalania*.

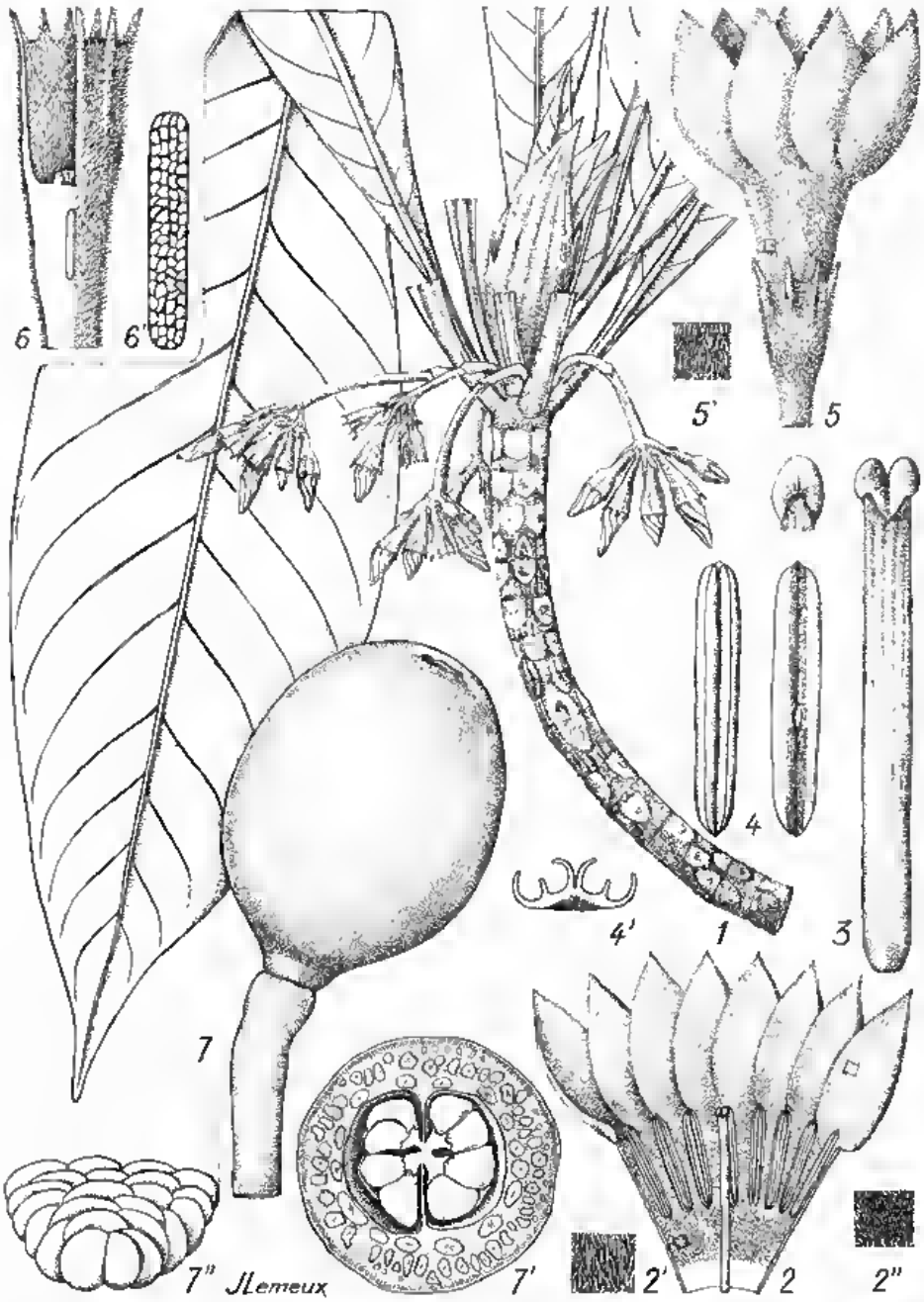
On doit tout d'abord à CAPURON d'avoir porté une attention spéciale à ces plantes et d'en avoir accru considérablement la collection; on lui doit ensuite de les avoir définies dans leurs traits essentiels : estivation sénestre; grains de pollen simples; feuilles verticillées par 4-6; inflorescences multiflores, axillaires, solitaires dans chaque aisselle du verticille; stipules « soudées en une seule pièce en forme d'entonnoir qui coiffe l'extrémité des rameaux et qui tombe d'un seul morceau ».

Pour CAPURON, nous sommes en présence d'un genre encore inconnu à Madagascar et très probablement inconnu pour la science. Cette conception qui montre bien l'originalité et le caractère naturel de l'ensemble a cependant l'inconvénient de ne pas faire apparaître plusieurs faits théoriques importants.

1. Les coupures taxonomiques à l'intérieur de l'ensemble sont mises sur un même plan.

2. La corrélation entre les données écologico-géographiques d'une part, taxonomiques d'autre part, n'est pas saisie. « Plusieurs espèces de ce genre, écrit-il, existent à Madagascar. Nous ne connaissons de matériel

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Mantalania sambiranensis** Capuron ex Leroy : **1**, rameau floral × 2/3 (d'après le dénombrement des traces cicatricielles au dessous du verticille florifère on peut établir qu'il y eut 3 phénocycles sur la partie de l'axe figurée); **2, 2', 2"**, fleur longue de 30 mm vue de l'intérieur après section longitudinale du tube; **3**, style; **4, 4'**, anthère vue de l'extérieur et en coupe; **5, 5'**, fleur longue de 37 mm; **6**, calice et ovaire après excision d'une partie; **6'**, ovules sur les placentas d'une loge; **7**, fruit et pédoncule (× 2/3); **7', 7"**, fruit en coupe transversale et fragment d'un bloc de graines (1, d'après *SF 18495*; 2, 3, 4, 5 d'après *Perrier 6469* ; 7, d'après *SF 6117*).

Source : MNHN, Paris

complet que de deux d'entre elles. Toutes sont des plantes de la Région orientale (Domaine du Sambirano compris). »

Deux espèces seulement (qu'il nomme *Mantalania sambiranensis*, *M. macrophylla*) profondément différenciées, certes, mais représentées par un matériel incomplet, les fruits de l'une étant ignorés : tels sont les éléments étudiés par CAPURON.

III. — MONOGRAPHIE TAXONOMIQUE

MANTALANIA Capuron ex Leroy

C. R. Acad. Sc. Paris **277**, ser. D : 1657-1659 (1973).

Arbustes ou petits arbres (pouvant atteindre 20 m de haut) peu rameux. Feuilles persistantes, verticillées par 4-6 au sommet de la tige ou des rameaux, grandes ou très grandes (20-80 × 5-20 cm), à nervures secondaires non ou peu divisées, à nervures tertiaires peu marquées, sans reticulum apparent. Stipules soudées en une calyptre entièrement caduque.

Inflorescences axillaires (une par aisselle dans un, deux ou trois verticilles successifs), multiflores, en fascicules pédonculés pendants ou dressés. Fleurs 6-10-mères (entièrement pubescentes, sauf à la base); calice tubuleux, à tube tronqué, brièvement 6-10-denté; corolle infundibuliforme ou tubiforme à estivation contortée sénestre; anthères sessiles, incluses ou subincluses; grains de pollen isolés 3-colporés, réticulés; ovaire 1-loculaire (devenant 2-loculaire) multiovulé, à placentation pariétale (pseudo-axile); style terminé par 2 lobes stigmatiques papilleux, courts.

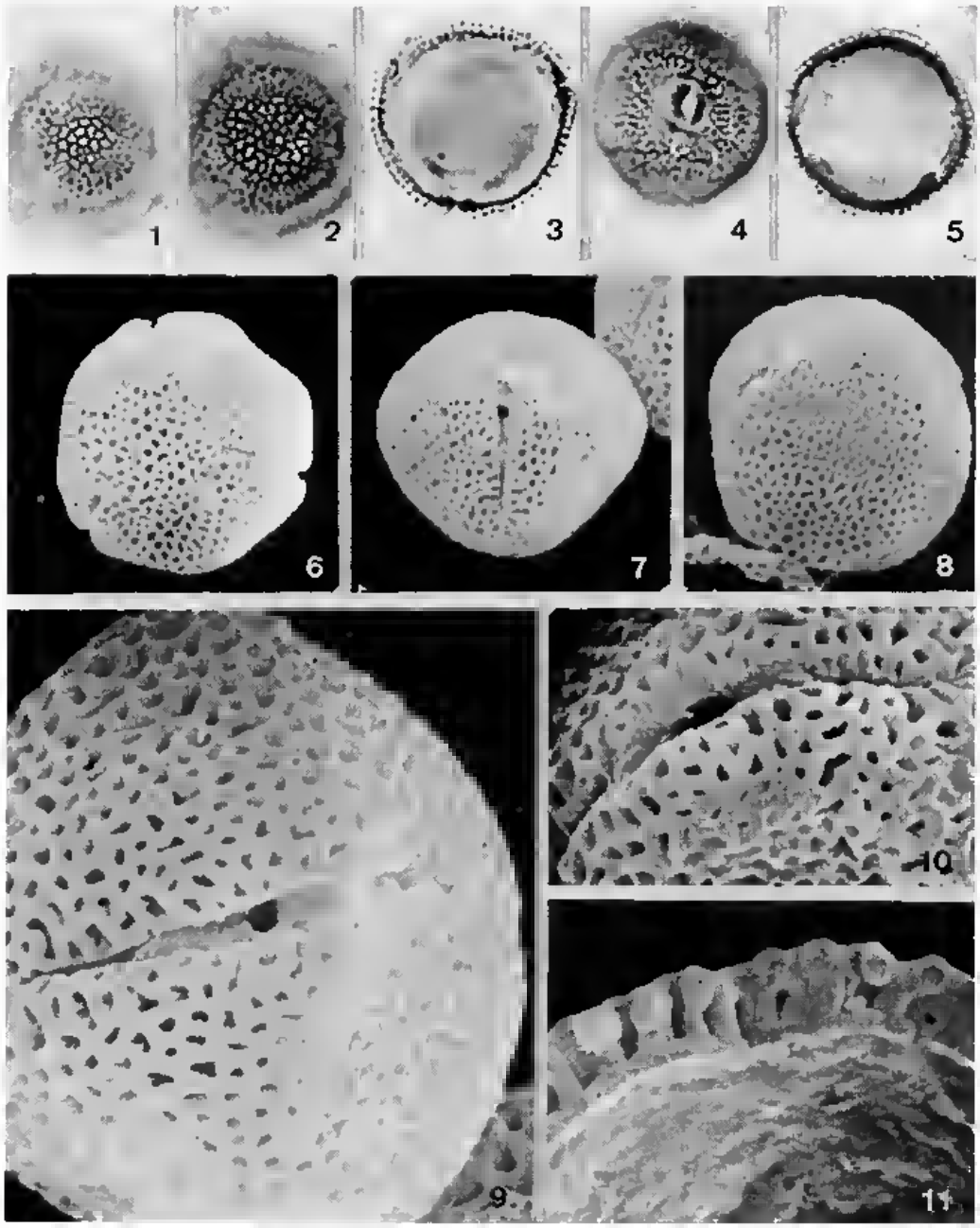
Fruit drupacé indéhiscent pédonculé, à pédoncule robuste, à péricarpe épais, dur, contenant de nombreux et importants faisceaux vasculaires sclérifiés. Graines plates, à tégument strié-vermiculé, parfois épais, agglomérées en pile et ennoyées dans le placenta.

TYPE : *Mantalania sambiranensis* Capuron ex Leroy.

Mantalania sambiranensis Capuron ex Leroy (Pl. 1).

Arbuste ou arbre pouvant atteindre 20 m, peu rameux, à bois blanc. Rameaux à pubescence dense fauve-roussâtre dans toutes leurs parties à l'état jeune, ornés plus tard de grosses cicatrices plus ou moins rapprochées laissées par la chute des feuilles et des pédoncules d'inflorescences. Feuilles variablement rassemblées au sommet des rameaux en 3-4 verticilles, 4-6-mères, grandes (20-80 × 5-20 cm); limbe submembraneux, oblong, elliptique ou obovale, longuement aigu ou rétréci à la base, aigu ou arrondi au sommet, souvent courtement acuminé, d'abord pubescent, puis glabre, avec 15-20 paires de nervures secondaires; pétiole à pubescence fauve-

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Mantalania sambiranensis** Capuron ex Leroy. — Microscopie photonique × 1 000 : **1, 2,** vue polaire en L.O.; **3,** coupe optique équatoriale; **4,** vue méridienne, aperture de face; **5,** coupe optique méridienne. — Microscopie électronique à balayage : **6,** vue polaire × 1 800; **7,** vue méridienne × 1 800; **8,** zone interaperturale × 1 800; **9, 10,** apertures × 4 500; **11,** cassure de l'exine (par les ultrasons) × 9 000. — Clichés au MEB réalisés au Laboratoire d'Écologie du Muséum à Brunoy.

Source : MNHN, Paris

roussâtre, long de 2-4 cm. Calyptre stipulaire recouverte des deux côtés d'une pubescence fauve-roussâtre, 4-5-carénée, longue de 2-5 cm.

Inflorescences longuement pédonculées, variablement pendantes, multiflores (9-16-flores), sur 2-3 verticilles successifs, couvertes d'une pubescence fauve-roussâtre; pédoncule commun long de 3-6 cm. Fleurs 7-10-mères, brièvement pédonculées, à bractées persistantes, triangulaires-aiguës ou aciculaires, longues de 2 mm; calice 7-10-denté, long de 10 mm (tube haut de 5 mm compris); corolle blanche, infundibuliforme, longue de 20-35 mm, à lobes longs de 13-18 mm; anthères linéaires, longues de 8,5 mm; disque haut de 0,5 mm; ovaire d'env. 4 mm de diam., long de 5-6 mm à 120-140 ovules (4 placentas 2-sériés); style long de 12-17 mm à 2 lobes stigmatiques brefs mais bien constitués.

Fruits 1-2 (ou plus?) par verticille, pendants, subglobulaires, ovoïdes ou oblongs (5-7 × 5 cm); péricarpe épais (9-12 mm) contenant de très nombreux cylindres sclérifiés disposés concentriquement ± sur 2 rangs; ombilic sommital profond de 7-8 mm, large de 3-6 mm; pédoncule fort, long de 5-8 cm (diamètre de 0,8-1,3 cm), fixé sur les parties défeuillées des rameaux. Graines nombreuses, empilées-imbriquées en ± 4 rangs, arrondies ou ± anguleuses, d'env. 7-9 mm de diamètre; tégument épais d'env. 0,5 mm, strié-vermiculé en surface.

POLLEN (Pl. 2)[1].

Symétrie et forme : pollens isopolaires, 3-colporés, bréviaxes, subcirculaires en vues méridienne et polaire et en coupe optique équatoriale.

Dimensions : P = 22,5 μ (19-24); E = 25 μ (22-27); P/E = 0,90.

Apertures :

— ectoaperture : sillon étroit, effilé aux extrémités, de 15 × 1-2 μ;
— endoaperture : arrondie, de 2 μ de diamètre.

Exine :

— ectexine : épaisseur sensiblement constante, d'env. 1,5 μ;
— endexine : d'env. 0,2 μ, s'épaississant, avant de s'interrompre, au niveau des apertures, de 2 μ, vers l'extérieur et vers l'intérieur.

Au microscope électronique à balayage :

Surface ectexinale :

— réseau à mailles assez régulières dont le diamètre de la lumière est à peu près égal à la largeur des murs; homogène dans son ensemble sur toute la surface du grain;

1. La partie palynologique de cette étude a été faite avec l'aide du Laboratoire de Palynologie de l'E.P.H.E. près le Muséum (Mme M.-T. CERCEAU), des Laboratoires de Géologie (M. BOSSY) et d'Écologie générale du Muséum (Mlle MUNSCH) et avec le concours de Michèle LESCOT.

Source : MNHN, Paris

— bourrelet périapertural nettement moins saillant que dans *Pseudomantalania macrophylla.*

Structure de l'exine:

— columelles droites, assez espacées, à pieds sensiblement de la même hauteur que les têtes mais moins massives que dans *Pseudomantalania macrophylla*;

— endexine granuleuse intérieurement.

TYPE : *Perrier 15514*, vallée du Sambirano (fl. et fr., février 1923) (holo-, iso-, P).

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE : EST (Sambirano) : grès, 90 m d'alt., *Perrier 3571* (fl., fr., déc. 1912); *Perrier 15514* (fl., fr., fév. 1923); Ambanja, lieu dit la Briqueterie, *1290 RN* (fl., fr., 15 déc. 1947); Ambanja-ville, *4598 SF* (fl., fr., 26 fév. 1952); Tsiromandidy-Ambanja, *6117 SF* (fl., fr., 26 oct. 1952); forêt de Maromandia, jardin botanique, *31 R 15* (f. 10 oct. 1952). — OUEST : bords des ruisseaux, bassin de la Mahevarana près d'Analalava, *Perrier 6463* (fl., fr. décrits mais non représentés dans l'herbier août 1908); Massif forestier de Bora, environs d'Amponbilava, dist. d'Antsohihy, *18495 SF* (fl., 26-28 nov. 1957); Bora, près d'Antsatrana, dist. d'Antsohihy, forêt sèche, *26993-SF* (fr., 12 juillet 1970).

Noms vernaculaires : *voantalanina*, *mantalanina*, *mantalana*, *mantalany*, *mankarana*, *voangaorondambo*.

REMARQUES :

Cette espèce se distingue immédiatement par sa pubescence fauve-roussâtre sur les rameaux, sur les pétioles et sur les calyptres stipulaires; le pétiole relativement court, les inflorescences pendantes, la contraction des verticilles de feuilles sont également des caractères frappants. La fleur, à corolle infundibuliforme courte, est remarquable.

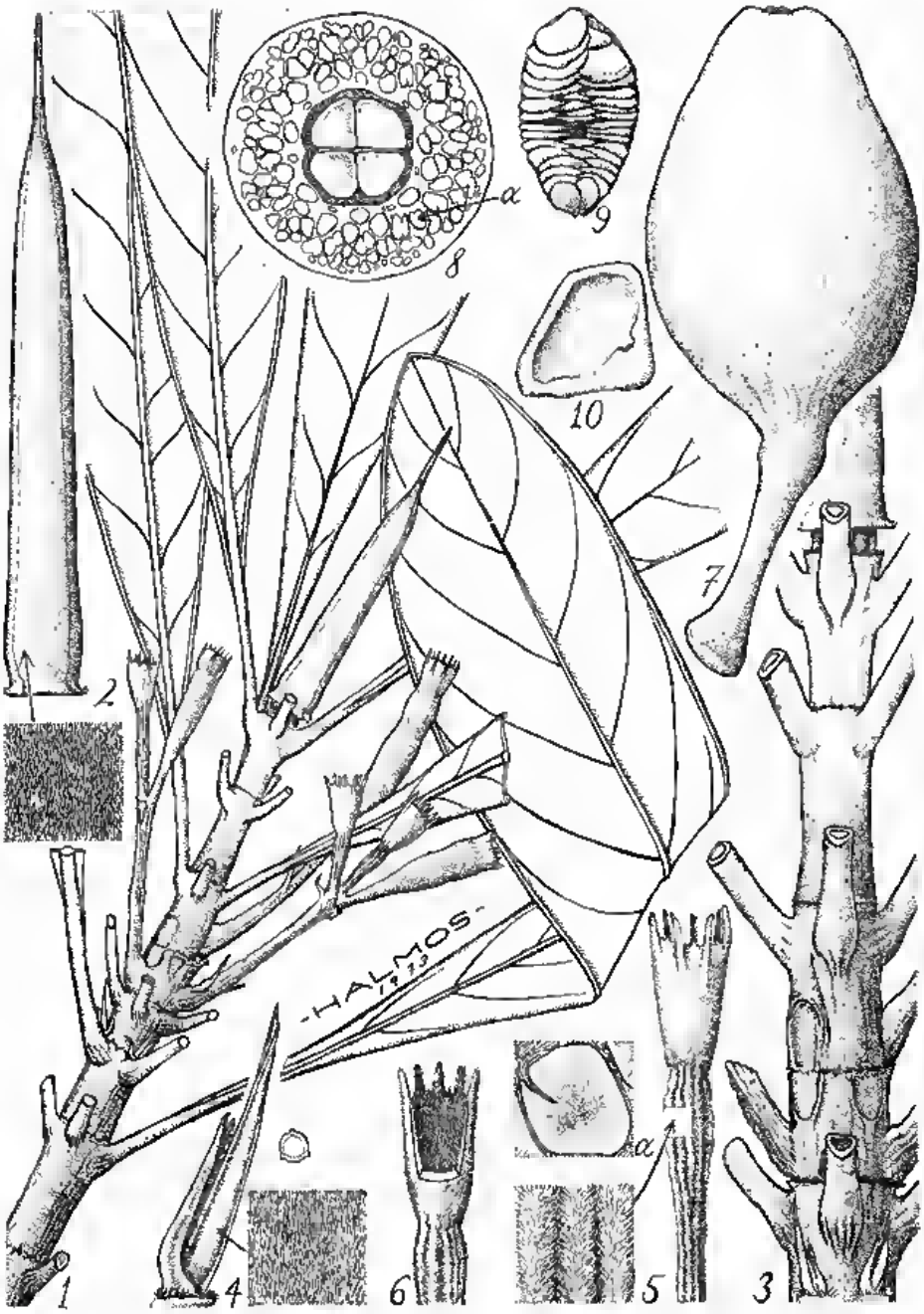
D'après les collecteurs c'est un arbre à bois blanc, dur, qui rejette de souche, la fleur est à calice vert, corolle blanche, étamines jaunes. Fleurs et fruits en décembre-janvier.

Comme on le voit, l'espèce pénètre dans le domaine de l'Ouest, vers Analalava et Antsohihy; le collecteur a noté : forêt sèche. Ainsi s'amorce une adaptation du genre à la xérophilie.

L'arbre serait peu rameux. L'examen des herbiers amène à considérer comme établie la capacité de ramification. Certains individus récoltés, tels les numéros *15514*, *3571*, *4598 SF*, pouvaient être monocaules ou submonocaules, d'autres comme le *6117 SF* (qui compte 4 sommets d'axe dont certains nettement courbés-redressés), *31 R 15* (2 sommets), *18495 SF* (1 sommet, mais d'axe courbé-redressé) devaient être ramifiés; nous n'avons cependant pas observé de bourgeons végétatifs axillaires en développement, ni de rameaux axillaires.

Le fait que les rameaux soient courbés-redressés nous amène à supposer qu'ils sont à peu près équivalents à la tige principale, donc orthotropes et que celle-ci est florifère. Les cycles inflorescentiels sont produits après 3-4 verticilles de feuilles. Un rameau en fleurs portant souvent des fruits

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Mantalania capuronii** Leroy : **1,** rameau fructifère × 2/3 (le verticille de feuilles précédant les verticilles fructifères axille des bourgeons végétatifs); **2,** calyptre stipulaire (longueur : 5,9 cm); **3,** détails du rameau 1 (deux bourgeons végétatifs à la base, au-dessus deux verticilles fructifères, au-dessus trois verticilles stériles, puis la calyptre stipulaire); **4,** l'un des bourgeons végétatifs axillaires (la calyptre en est 3-carénée); **5, 6,** très jeune fruit (tube calicinal en partie excisé); **7, 8, 9,** fruit entier (diam. 5 cm), et en coupe transversale, et bloc de graines; **10,** graine (diam. 1,1 cm) (d'après *SF 28682*).

Source : MNHN, Paris

(1-2 par verticille) dans sa partie dénudée. Les entre-nœuds sont généralement courts (1-2 cm), parfois longs (4-4,5 cm).

Mantalania capuronii Leroy, *sp. nov.* (Pl. 3).

Frutex v. arbor ad 20 m alta. Rami crassi, primum dense pilis minutissimis adpressis tecti, deinde subglabri v. glabri. Folia in verticillis 3-4-meris disposita, 15-30 cm longa, 4-7 cm lata; lamina glabra, oblanceolata, apice subrotundata, nervo primario valido, utrinque prominenti, nervis lateralibus 9-12-jugis; petiolum præter basin minute strigosam glabrum, angulosum, 3-5 cm longum. Calyptræ stipulares primum 4-carinatæ, deinde subteretes, extra minute strigosæ, intus sericeo-lanatæ. Gemmæ axillares extra minute strigosæ, calyptra stipulari 3-carinata.

Inflorescentiæ pubescentes paucifloræ, 7-9 mm longæ, pedunculo valido pubescenti, bracteis acicularibus pubescentibus. Flores ignoti, verosimiliter 7-meri.

Fructus in statu juvenili in quoque pedunculo communo 2-3; calyce primum pubescenti deinde glabro; calycis tubo ad fructus maturitatem persistenti, 7-dentato, utrinque pubescenti, 7-9 mm longo, 5-6 mm diam. Fructus adultus ovoideus, 6-8 cm longus, 4-5 cm latus; pericarpio crassissimo, fasciculis lignosis cylindricis induratis dense repleto, 13-15 mm lato; pedunculo 2-3 cm longo. Semina multa in quaque placenta 2-seriata, complanata, ca. 1 cm diam., ca. 1 mm crassa.

Type : *Capuron 28682 SF*, Est (Sud); Massif forestier de Tsingafiafy, entre les rivières Manambato et Fitamalama, au N de Fort-Dauphin, 13-14.12.1968 (holo-, iso-, P).

Remarques :

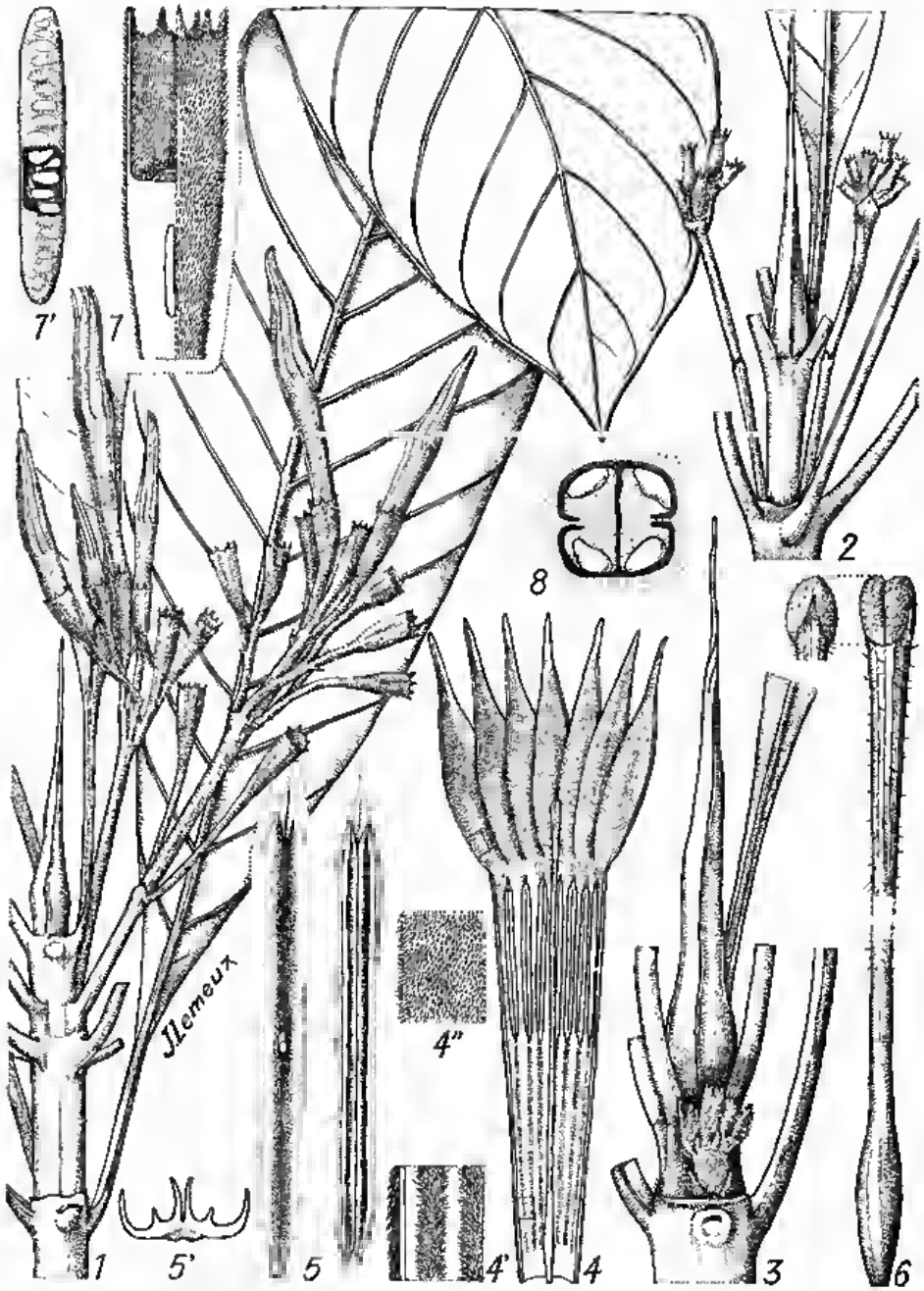
Nous ne connaissons des organes reproducteurs de cette espèce que les jeunes infrutescences et les fruits adultes. On peut penser cependant que les fleurs en sont très proches du *Mantalania* cf. *capuronii* décrit ci-après. La présence de bourgeons végétatifs axillaires dans le ou les deux verticilles précédant immédiatement le verticille florifère, atteste la capacité qu'a cette espèce de se ramifier. Sous le même numéro *28682 SF*, la récolte comprend 4 sommets d'axes; nous en inférons que ce devaient être des axes latéraux en voie eux-mêmes de ramification; cas aussi du n° suivant.

Mantalania cf. **capuronii** (Pl. 4).

Arbuste ou petit arbre à fleurs blanches. Rameaux épais, les jeunes ainsi que la base du capuchon stipulaire et des pétioles revêtus densément de poils apprimés minuscules. Feuilles verticillées par 4 (par 3 sur les jeunes rameaux), atteignant 60 × 18 cm; limbe oblancéolé, courtement acuminé, glabre; 15-20 paires de nervures secondaires; nervure médiane forte, en relief des deux côtés; pétiole glabre, anguleux du fait de la décurrence du limbe, long de 5-7 mm. Capuchon stipulaire long de 4-8 cm, 4-caréné, longuement aigu, densément laineux-soyeux à l'intérieur, glabre à l'extérieur.

Inflorescences pubescentes, dressées, 8-15-flores, longues de 10-15 cm constituées d'un long et robuste pédoncule (comportant deux entrenœuds), et d'un fascicule de fleurs terminal; rachis d'abord pubescent, devenant

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — **Mantalania cf. capuronii** : **1**, rameau floral × 2/3; **2**, rameau floral avec deux inflorescences jeunes × 2/3 (on trouve dans les aisselles du nœud immédiatement précédent non figuré sur le dessin, deux rameaux végétatifs longs de 20 cm ayant deux verticilles de feuilles, et deux bourgeons végétatifs au repos); **3**, calyptre stipulaire (longueur 5,3 mm) et très jeune inflorescence; **4, 4', 4"**, fleur longue de 75 mm vue de l'intérieur après section longitudinale du tube; **5, 5'**, anthère vue de l'extérieur et en coupe transversale (longue de 18 mm); **6**, style (long de 61 mm); **7, 7,**, détails du calice et de l'ovaire (l'une des quatre rangées d'ovules); **8**, schéma d'un ovaire en coupe transversale (d'après *SF 22832*).

Source : MNHN, Paris

tardivement subglabre; bractées aciculaires ou élargies à la base, aiguës ou cuspidées, longues de 1-3 mm, subpersistantes, courtement tomenteuses. Fleurs 7-mères, pédonculées; pédoncule long de 10-25 mm; calice tubulé long de 16-18 mm, à tube tronqué généralement 7-denté, recouvert d'une pubescence dense, rase, long de 4-10 mm, souvent fendu à maturité; corolle longue de 70-75 mm (juste avant l'anthèse), densément pubescente à l'extérieur et à l'intérieur, 7-lobée, à lobes aigus longs de 25-28 mm, larges de 4-6 mm, à tube subcylindrique, rétréci légèrement à l'extrême base, d'un diamètre d'env. 3 mm; anthères longues de 14-15 mm, larges de 1 mm, avec un connectif élargi-aigu au sommet atteignant à peine le sinus des pétales; ovaire oblong à placentas ± 16-ovulés, à ovules ± 1-sériés; style long (avec le stigmate), de 60-62 mm atteignant le milieu des pétales (juste avant l'anthèse); stigmate en tête peu marquée, papilleux, en parties indissociables. Fruits inconnus.

POLLEN (Pl. 5).

Symétrie et forme : pollens isopolaires, 3-colporés, bréviaxes, subcirculaires en vues méridienne et polaire, subtriangulaires en coupe optique équatoriale.

Dimensions : P = 25 μ (24-26); E = 29 μ (26-30); P/E = 0,86.

Apertures :

— ectoaperture : sillon large et court, très irrégulier sur les bords et aux extrémités, de 8 × 3-4 μ;

— endoaperture : arrondie, de 2-3 μ de diamètre.

Exine :

— ectexine : épaisseur sensiblement constante, d'env. 1,5 μ;

— endexine : 1,5-1,8 μ, s'épaississant, avant de s'interrompre, au niveau des apertures, de 3,5 μ, vers l'extérieur et vers l'intérieur.

Au microscope électronique à balayage :

Surface ectexinale :

— réseau à mailles irrégulières dont le diamètre de la lumière est beaucoup plus grand que la largeur des murs et à micromailles éparses et peu nombreuses; homogène dans son ensemble sur toute la surface du grain;

— bourrelet périapertural moins marqué que dans *Pseudomantalania macrophylla*, avec ± d'ectexine sur les bords du sillon.

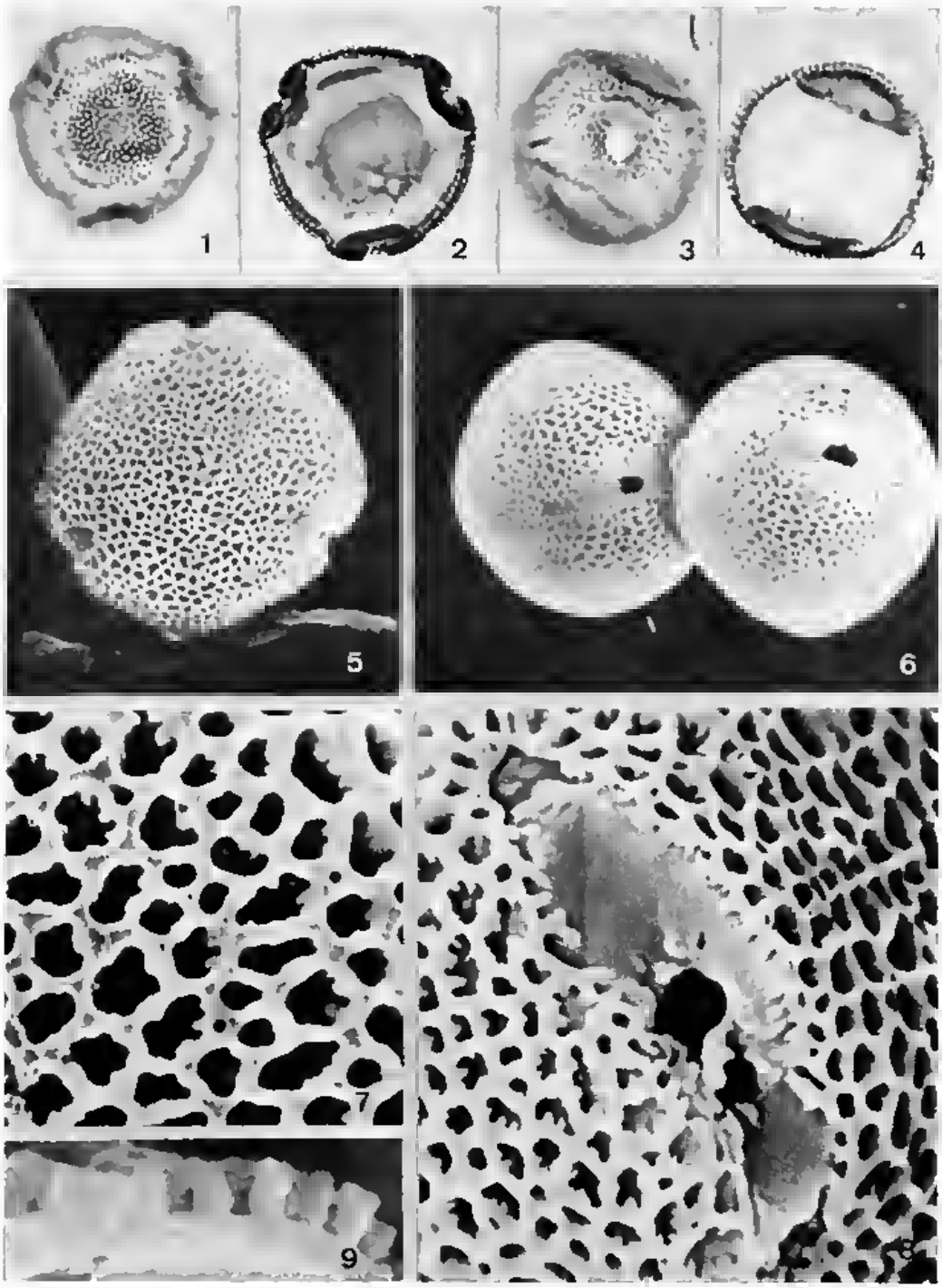
Structure de l'exine :

— columelles droites, épaisses, à pieds sensiblement de la même hauteur que les têtes;

— endexine granuleuse intérieurement.

MATÉRIEL : *Capuron 22832 SF*, Est et îlots rocheux encombrant le lit de la Manandriana près de son embouchure (entre Sahasoa et Vahibe, au Sud de Mananara). t4.1t. 1963 (fl.).

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — **Mantalania** cf. **capuronii.** — Microscopie photonique × 1 000 : **1**, vue polaire; **2**, coupe optique équatoriale; **3**, vue méridienne, aperture de face; **4**, coupe optique méridienne. — Microscopie électronique à balayage : **5**, vue polaire × 1 800; **6**, vues méridiennes, apertures de face; **7**, détail de la surface ectexinale × 9 000; **8**, pollen frais, aperture × 6 750; **9**, cassure de l'exine (par les ultrasons) × 10 000. — Clichés au MEB réalisés au Laboratoire de Géologie du Muséum.

Source : MNHN, Paris

REMARQUES :

En l'absence de matériel complet nous avons préféré ne pas nommer cette plante. Elle est très proche du *M. capuronii* dont elle se distingue par les feuilles plus grandes, à 15-20 paires de nervures, par la calyptre stipulaire glabre et longue, à 4 carènes fortes, les inflorescences abondamment fournies et longuement pédonculées. Les fleurs tubiformes sont remarquables, très différentes de celles du *M. sambiranensis*. Nous ignorons s'il y a identité avec celles, inconnues, du *M. capuronii*.

A défaut de renseignement sur le port, on peut supposer que le petit arbre rencontré dans la nature portait un certain nombre de rameaux, probablement redressés et se ramifiant eux-mêmes. En effet la collection sèche comprend, sous le même numéro, 9 sommets de rameaux avec feuilles et inflorescences, certains portant des ramules axillaires en voie de développement. Ces ramules semblent toujours situés dans le verticille foliaire précédant le verticille florifère. Les bourgeons végétatifs axillaires comportent une écaille spathiforme (homologue, croyons-nous, d'une paire de phyllomes et de la lame stipulaire interpétiolaire adaxiale, la lame abaxiale faisant défaut), intérieurement poilue et une calyptre sommitale 3-carénée. Très rapidement au cours du développement le verticille devient 4-mère et la calyptre sommitale est alors 4-carénée. Comme chez le *M. capuronii* et à la différence du *M. sambiranensis*, les verticilles foliaires étant assez espacés le long des rameaux (entrenœuds de 1-6 cm), ceux-ci ne portent aucune trace de cicatrices de feuilles et d'inflorescences si remarquables chez le *M. sambiranensis*. C'est là l'indice de conditions de vie différentes.

D'après les échantillons d'herbier on peut préciser quelque peu la formation de l'inflorescence. Celle-ci sort d'une bractée qui, par la suite, enveloppera le rachis aux 2/3 (elle serait homologue de l'écaille spathiforme des bourgeons végétatifs); puis une croissance basale allonge le rachis au-dessus et au-dessous de la bractée; il y a formation de deux entrenœuds du pédoncule de l'inflorescence. Chacune des deux aisselles de la bractée basale peut donner naissance à un rachis inflorescentiel secondaire.

MATÉRIEL INDÉTERMINÉ DU GENRE *Mantalania*

7496 SF, Mantalanimbé (20.7.53, fr.) lieu Fahapotatreby-Ampanavoana-Antalaha. Feuilles grandes (50-60 × 10-11 cm) à 15-20 paires de nervures, à long pétiole (8-10 cm), en verticilles 4-mères. Calyptre stipulaire glabre, très longue (env. 10 cm), 4-carénée. Infrutescence dressée à 1-2 fr. par aisselle, pédoncule court (1,5-2 mm), fruits oblongs (6-9 × 3-3 cm) à paroi de 5-6 mm d'épaisseur.

8352 SF, Amparimavo, Périnet (29.6.53, fr.). Feuilles verticillées par 3, larges, coriaces, longues de 30-40 cm. Calyptre stipulaire glabre, dilatée, longue de 4 cm; Fruit ovoïde (immature).

19283 SF, Antsiatsiaka, alt. 947 m., canton d'Antsirabé, disteict de Mandritsara. « Mantalany ». (20.1.59, fr.) Arbre de 12 m, tronc de 40 cm de diam. Feuilles verticillées par 3. Fruit immature, pédoncule long de 5,5 cm. — *Abraham Jean Prosper 210*, Goilalina, près Faravohitra, canton et district d'Anosibé, 800 m d'alt. « Laingoala » (18.9.64, f.). Arbre isolé de 8 m. Calyptre 3-carénée, velue des deux côtés. Très grandes feuilles verticillées par 3.

Source : MNHN, Paris

PSEUDOMANTALANIA Leroy

C. R. Acad. Sc. Paris **277**, ser. D : 1657-1659 (1973).

— *Mantalania* CAPURON, *ms. in sched., p.p.*

Arbustes ou petits arbres pouvant atteindre 15-18 m de haut, ordinairement monocaules mais pouvant être quelque peu rameux, et alors à rameaux épais. Feuilles géantes (jusqu'à 1 m de long) persistantes, réunies en 4-5 verticilles 7-9(-12)-mères au sommet de la tige ou des rameaux; nervures secondaires non ou peu divisées; nervures tertiaires peu marquées; pas de reticulum apparent. Stipules soudées en une pièce calyptriforme caduque, carénée, glabre à l'intérieur.

Inflorescences axillaires, sessiles, pluriflores, contractées, solitaires dans chaque aisselle, dans un ou deux verticilles. Fleurs 5-mères, glabres, avec seulement un manchon de poils à la base et à l'intérieur du tube de la corolle; calice à tube long, denté ou non, densément strigueux intérieurement, glabre extérieurement; corolle infundibuliforme à estivation contortée sénestre; anthères sessiles, en grande partie exsertes; grains de pollen (3-)4(-5)- colporés, réticulés; ovaire 1-loculaire (devenant 2-loculaire), à placentation pariétale (pseudo-axile); stigmate 2-lobés, à lobes en lame aiguë adhérant l'une à l'autre.

Fruit bacciforme, très brièvement pédonculé, à péricarpe peu épais, tendre (comestible). Graines plates, à tégument réticulé, agglomérées en pile et ennoyées dans le tissu placentaire.

ESPÈCE-TYPE : *Pseudomantalania macrophylla* Leroy.

Pseudomantalania macrophylla Leroy (Pl. 6).

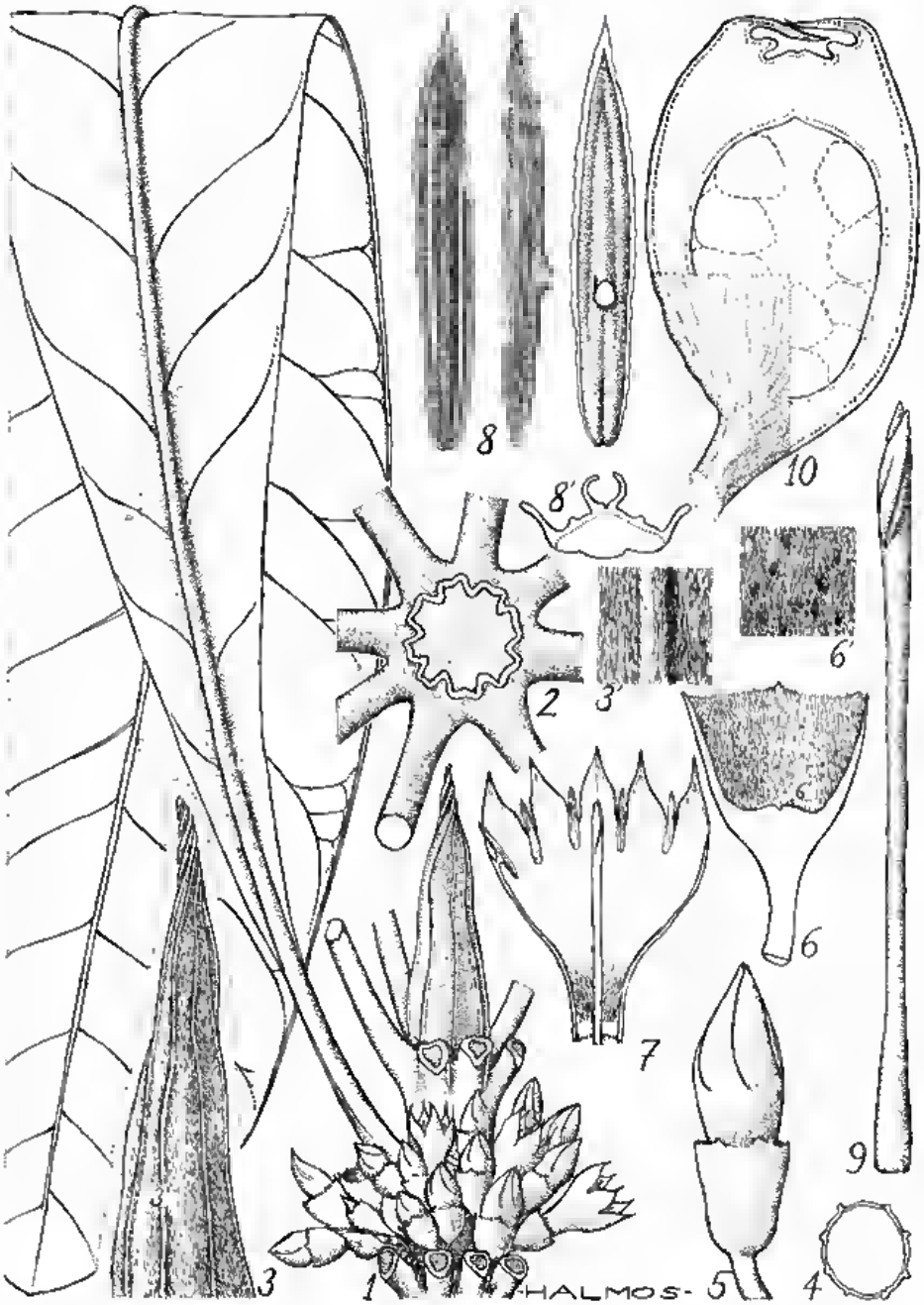
C. R. Acad. Sc. Paris **277**, ser. D : 1659 (1973).

— *Mantalania macrophylla* CAPURON, *ms. in sched.*

Arbuste ou petit arbre ordinairement monocaule, à tronc pouvant atteindre une hauteur de 15-18 m, un diamètre de 40 cm. Feuilles d'abord légèrement pubescentes puis glabres, disposées en 4-5 verticilles 7-8-mères au sommet de la tige; limbe oblancéolé, acuminé, longuement atténué décurrent à la base (jusqu'à 1 × 0,25 m); nervure médiane très proéminente; nervures latérales 13-30 paires; pétiole fort, long de 3-7 cm, anguleux. Calyptre stipulaire 7-8-carénée, conoïdale, pubescente extérieurement, glabre à l'intérieur, tordue au sommet, longue de 4-7 cm, large à la base de 1-2 cm.

Fleurs 5(-6)-mères, longues de 4-5 cm; calice campanulé, à limbe tubuleux tronqué, long de 9-11 mm, à peine 5-denté, cilié; corolle à lobes courts (env. 1 cm) aigus, infundibuliforme, charnue, pourpre, rosée ou jaunâtre; étamines à anthères apiculées, longues de 10-11 mm; ovules

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — **Pseudomantalania macrophylla** Leroy : **1**, partie supérieure de la tige avec inflorescence et calyptre stipulaire sommitale × 2/3; **2**, un verticille de feuilles; **3**, **3'**, calyptre stipulaire, longueur 50 mm; **4**, section schématique d'une calyptre stipulaire; **5**, bouton floral, longueur 20 mm; **6**, **6'**, coupe du calice et détails de l'intérieur du tube, diam. 8 mm; **7**, corolle étalée vue de l'intérieur, longueur 45 mm; **8**, anthère, longueur 12 mm; **8'**, section d'anthère; **9**, style, longueur 35 mm; **10**, fruit, longueur 65 mm. (1, d'après *Perrier 2200* et *16430*; 2, d'après *SF 962*; 3-10, d'après *Perrier 2200*).

Source : MNHN, Paris

nombreux disposés plus ou moins en 4 séries dans chaque loge; style fin, long d'env. 3 cm.

Fruit subglobulaire (6-7 cm de diamètre), à péricarpe d'environ 4-5 mm d'épaisseur finement strié; pédoncule long de 1 cm. Graines. — Pl. 4.

POLLEN (Pl. 7).

Symétrie et forme : pollens isopolaires, (3-)4(-5)- colporés, bréviaxes, subcirculaires en vues méridienne et polaire, (3-)4(-5)- angulaires en coupe optique équatoriale.

Dimensions: P = 32 μ (29-35); E = 38 μ (35-42); P/E = 0,84.

Apertures:

— ectoaperture : sillon large, obtus aux extrémités, de 20 × 2-3 μ;
— endoaperture : arrondie, de 5-7 μ de diamètre.

Exine:

— ectexine : épaisseur sensiblement constante d'env. 1,5 μ;
— endexine : d'env. 0,5 μ et atteignant 2,5 μ au niveau des apertures avant de s'interrompre.

Au microscope électronique à balayage :

Surface ectexinale:

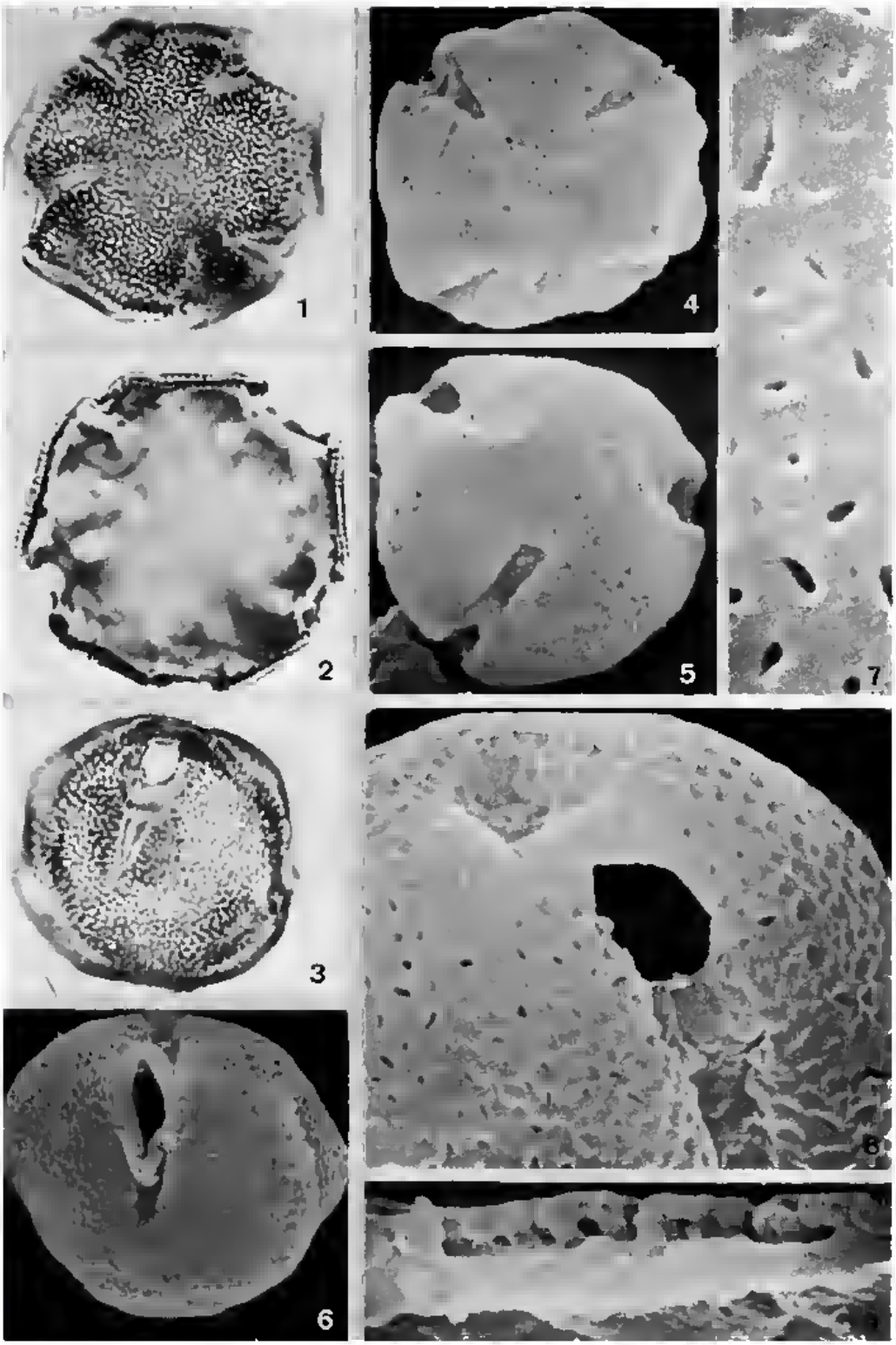
— surface réticulée à perforée (à lumières souvent réduites à une perforation), homogène dans son ensemble;
— sillon : sole et résidus de columelles;
— endoaperture entourée d'un bourrelet, épaississement périapertural de nature endexinique au sens large (sole et endexine) recouvert seulement d'ectexine (columelles et tectum aminci) sur les bords du sillon.

Structure de l'exine:

— columelles à têtes bien compactes et soudées, à pieds droits, assez courts et massifs, sensiblement de la même hauteur que les têtes;
— endexine granuleuse intérieurement.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE : CENTRE : Mt Tsaratanana, 1 800 m, *Perrier 2200* (fl. fr., déc. 1912); forêt à mousses et sous-bois herbacé, vers 2 000 m d'alt. *Perrier 16430* (fl., avril 1924); Massif du Tsaratanana et Hte vallée du Sambirano (Rés. nat. n° 4), forêt ombrophile sur sol siliceux, vers 2 000 m, *Humbert 18265* (f., nov.-déc. 1937, forme de jeunesse verticillée par 3); Montagnes du N de Mangindrano (Hte Maevarano) jusqu'au sommet d'Ambohimirahavavy (partage des eaux Mahavavy-Androranga), forêt ombrophile sur latérite de gneiss, vers 1 800 m, *Humbert 25022* (fl., janv.-fév. 1951); Massif du Marivorahona au SW de Manambato (Hte Mahavavy du N, distr. d'Ambilobe), forêt ombrophile sur gneiss, 1 800-2 000 m, *Humbert 25830* (fl., 18-26-3-1951); Massif du Marivorahona, vallée d'un affluent du Bemafo, au-dessous de Toby, vers 2 000 m, *3058 SF;* Massif d'Ambohimirahavavy vallée d'un affluent r.g. du Bemafo, vers 1 900-2 000 m, *962 bis SF* (fl. et fr., 1-2-1951); Tsaratanana haut bassin de la Maevarano, vallée du ruisseau de Befosa, vers 1 700-1 800 m d'alt., *24974 SF* (fl., 18 nov. 1966); *24974 SF*, ibid., stérile (forme de jeunesse verticillée par 3) (corolle rose).

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — **Pseudomantalania macrophylla** Leroy. — Microscopie photonique × 1 000 : **1**, vue polaire, 5 apertures; **2**, coupe optique équatoriale, 5 apertures; **3**, vue méridienne basculée. — Microscopie électronique à balayage : **4**, vue polaire, 4 apertures × 1 200; **5**, vue polaire, 3 apertures × 1 200; **6**, vue méridienne, aperture de face × 1 200; **7**, détail de la surface ectexinale × 11 500; **8**, aperture × 4 300; **9**, cassure de l'exine (par ultrasons) × 8 600. — Clichés au MEB réalisés au Laboratoire d'Écologie du Muséum à Brunoy.

Source : MNHN, Paris

REMARQUES :

Espèce extrêmement remarquable par son port et par ses inflorescences contractées mais encore très mal connue. Endémique du Tsaratanana, entre 1 700 et 2 000 m. Elle se présente généralement sous la forme de petits arbres de 7-10 m, à tronc simple, portant au sommet un bouquet de grandes feuilles verticillées. Les fruits bacciformes en seraient comestibles (PERRIER).

Quelques individus, au moins, sur lesquels ont été faits les récoltes n'étaient pas strictement monocaules. Certaines de celles-ci, en effet, comportent 2 ou 3 sommets calyptrés, sous un même numéro.

Pseudomantalania cf. macrophylla

Arbuste de 2-4 m ou petit arbre à tronc simple ou peu ramifié. Feuilles verticillées par 8-9 (-12?), réunies au sommet des rameaux. Cicatrices des feuilles bien marquées sur le tronc; limbe oblancéolé, acuminé, longuement atténué à la base (70 × 7-8 cm), glabre; 15-20 paires de nervures latérales; pétiole long de 10-12 cm, anguleux par suite de la décurrence du limbe. Calyptres stipulaires 8-9(-12?)-carénées, très longues (jusqu'à 12 cm), longuement tordues au sommet, aiguës.

Inflorescences densément contractées, extérieurement glabres, occupant 1-2 verticilles. Fleurs pédonculées, à pédoncule gracile, long de 5-8 mm; calice membraneux, garni intérieurement de poils apprimés et de cérocystes, d'abord calyptriforme, puis se fendant en 2-3 parties, non distinctement denté; corolle tubuleuse à la base d'après PERRIER); anthères sessiles, longues d'env. 6 mm; gorge munie de poils au-dessous de leurs insertions.

Très jeune fruit oblong pédonculé; pédoncule long d'environ 15 mm; tube calicinal long de 5-6 mm.

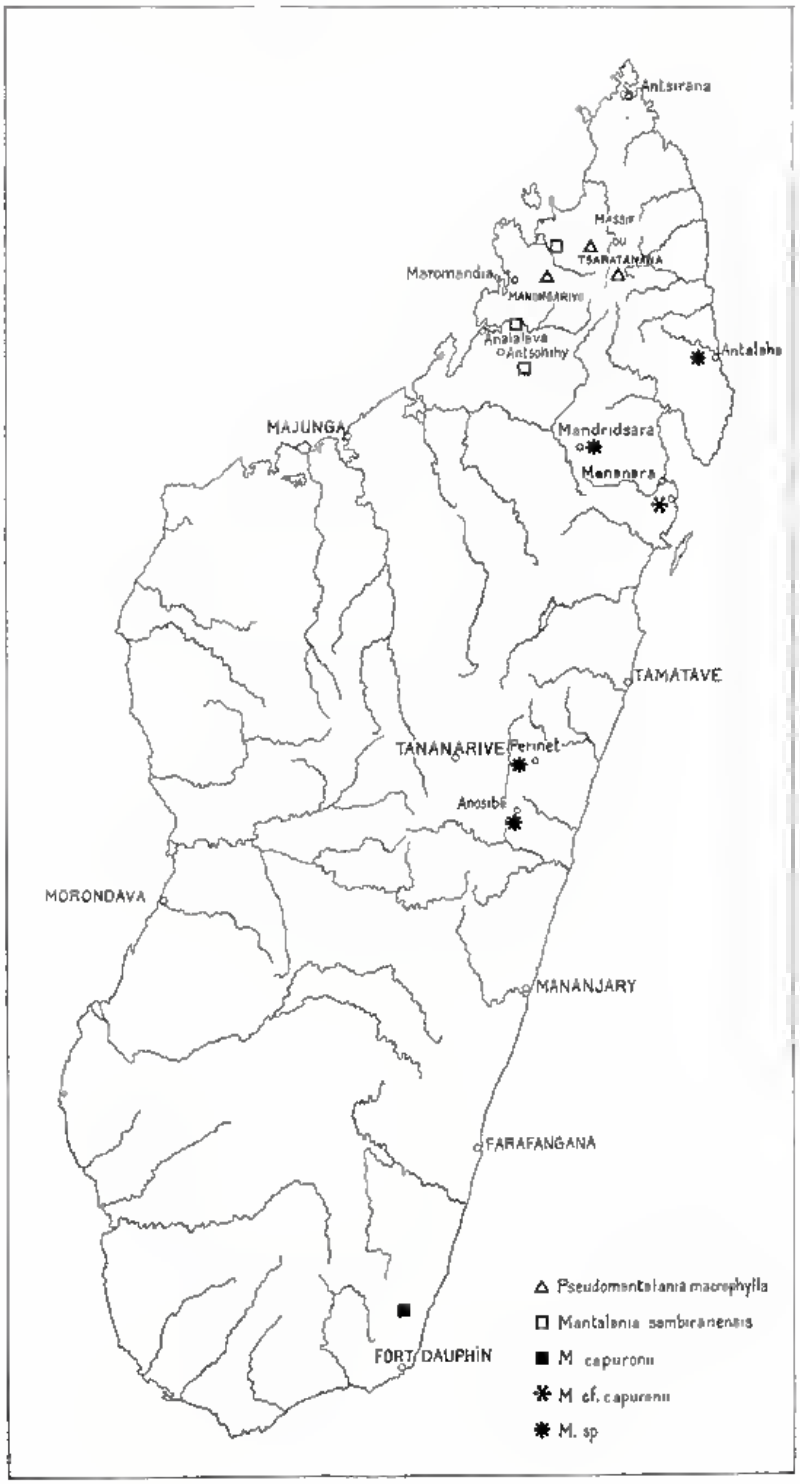
Perrier 4589, Massif du Manongarivo. Montagnes du Sambirano, vers 2 000 m d'alt. sur gneiss.

REMARQUES :

Cette plante n'étant connue que par une seule récolte sans fleurs ni fruits adultes, nous avons renoncé à tenter de l'identifier. Est-ce une forme du *P. macrophylla*? Elle s'en distingue par les fleurs plus petites et pédonculées, le calice membraneux non denté, des anthères plus courtes, la calyptre stipulaire tordue et très longue. Le caractère des feuilles verticillées par 9-21 (d'après PERRIER), est assez extraordinaire, les verticilles du *P. macrophylla* étant 7-8-mères, il devra cependant être confirmé, la verticillation par 9 étant seule établie d'après l'herbier. La récolte contient deux sommets d'axe, chacun avec sa calyptre stipulaire complète : on peut admettre que l'arbuste n'était pas absolument monocaule.

D'après PERRIER, cette plante donne à la saignée dans les parties jeunes un suc brun, visqueux, très astringent.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

CLÉ DE DÉTERMINATION

I. Feuilles verticillées par 4-6. Calyptre stipulaire pilifère intérieurement. Inflorescence pédonculée, pubescente. Fleurs 6-10-mères entièrement pubescentes; anthères incluses; stigmate à 2 lobes épais, très courts. Fruit à péricarpe épais, dur, rempli de nombreux faisceaux sclérifiés.. *MANTALANIA*

— Inflorescences pendantes, multiflores. Corolle courte (20-35 mm). Feuilles avec 15-20 paires de nervures, verticillées par 5 (-6) *M. sambiranensis.*

— Inflorescences dressées, pauciflores. Calyptre tapissée extérieurement d'un fin duvet apprimé. (Corolle inconnue). Feuilles avec 9-12 paires de nervures, verticillées par 4 ..... *M. capuronii.*

— Inflorescences dressées, multiflores. Calyptre extérieurement glabre. Corolle longue (70-75 mm). Feuilles avec 15-20 paires de nervures, verticillées par 4 ..... *M.* cf. *capuronii.*

II. Feuilles verticillées par 7-9 (-12). Calyptre stipulaire glabre intérieurement. Inflorescence sessile, glabre. Fleurs 5-mères, glabres (sauf manchon de poils basal et intérieur); anthères semi-exsertes; stigmates en 2 lames adhérant l'une à l'autre. Fruit à péricarpe peu épais, mou, sans faisceaux sclérifiés importants à l'état adulte (comestible) .... *PSEUDOMANTALANIA*
P. macrophylla.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Nous avons porté sur la carte les points de récolte des genres *Mantalania* et *Pseudomantalania.* Comme on le voit ces plantes à feuilles persistantes ne sont représentées que dans les forêts ombrophiles de l'Est et du Centre. Le *Mantalania* est représenté par plusieurs espèces depuis le Sambirano jusque vers Fort-Dauphin. On notera 1) la présence du genre (espèces indéterminées) jusqu'à des altitudes de 800-900 m, 2) une avancée (*M. sambiranensis*) dans l'Ouest jusque vers Antsohihy. Le *Pseudomantalania* est propre au Tsaratanana et au Manongarivo (1 700-2 000 m). Les prospections futures devraient apporter beaucoup de données nouvelles.

REMARQUES RELATIVES A LA PHYLOGENÈSE DU DÉVELOPPEMENT ET A L'ÉVOLUTION

Les genres *Mantalania* et *Pseudomantalania* forment un ensemble naturel profondément isolé à Madagascar où il n'a ni ancêtres ni descendants parmi les autres Gardéniées. Ensemble disjoint en deux sous-ensembles manifestes représentés seulement par quelques espèces, occupant la forêt dense ombrophile, l'un de l'étage montagnard (domaine du Centre) l'autre de la plaine et des hautes falaises orientales. Toutes les données sont réunies pour que nous puissions taxer l'ensemble de paléoendémique, et même chacun des genres.

En recherchant les origines possibles de ces plantes, nous avons d'emblée été conduit à établir un rapprochement avec le *Schumanniophyton*, genre paléoendémique des forêts denses tropicales d'Afrique composé de 3 espèces réparties en 2 sous-genres. En fait, la parenté est certaine, et toute

Source : MNHN, Paris

la difficulté tient dans l'appréciation de celle-ci. *Mantalania*, *Pseudomantalania* et *Schumanniophyton* ont en commun, outre ce qui les rassemble en tant que Gardéniées, les caractères remarquables suivants : port mono- ou oligocaule, macrophyllie, verticillation des feuilles (et stipules en calyptres caduques), pléiomérie fréquente, pollens simples.

Les mécanismes de développement sont cependant totalement dissemblables entre les plantes malgaches d'une part, le *Schumanniophyton* d'autre part, lequel est à floraison terminale sur des axes plagiotropes, axes caducs chez une espèce, laquelle devient de ce fait strictement monocaule; axes à développement sympodial chez les deux autres espèces.

Nous avons une première certitude : celle d'être en présence de deux ensembles, le malgache et l'africain, ségrégés depuis une époque extrêmement ancienne, peut-être crétacée, et qui auraient conservé certains caractères communs particulièrement frappants. Les deux ensembles sont équilibrés sur le plan taxonomique; du côté malgache, deux genres, quelques espèces bien différenciées; de l'autre côté, un genre, deux sous-genres, trois espèces.

La parenté une fois établie est pour nous preuve d'une loi d'unité sous le disparate des modes de développement. Nous nous croyons autorisé à poser que le mode malgache procède du mode africain : il y a, en effet, semble-t-il, homologie entre l'inflorescence axillaire des plantes malgaches et le « rameau phyllomorphe » à inflorescence terminale défini par F. HALLÉ (4) chez le *Schumanniophyton magnificum*. L'inflorescence axillaire du *Mantalania* serait une sorte d'axe phyllomorphe réduit à l'inflorescence, le rameau latéral à développement indéfini un axe phyllomorphe dégagé de l'inflorescence. C'est peut-être à son association organique avec celle-ci que l'axe phyllomorphe doit ses traits particuliers, au moins certains. Chez le *Mantalania* où le sommet des rameaux porte des bouquets de feuilles verticillées, on peut penser que ces rameaux sont, comme la tige principale, des axes orthotropes; parfois même (Pl. I) le sommet du rameau est remarquablement courbé - redressé. Les inflorescences seraient donc portées par des axes orthotropes et il n'y aurait pas de différenciation plagiotrope[1]. De toute façon, chez le *Mantalania*, l'axe végétatif latéral est toujours, au début, un axe à caractères juvéniles; le premier verticille comporte toujours un nombre d'éléments inférieurs à la norme adulte (3 au lieu de 4) chez le *Mantalania* cf. *capuronii*; il y a aussi une inégalité de taille entre les trois feuilles du verticille, en rapport avec le décalage dans le synchronisme ontogénétique, la première feuille formée étant la plus grande, la dernière la plus petite. Les rameaux sont à croissance rapide (entrenœuds longs); ils prennent naissance dans les aisselles du verticille précédant immédiatement les verticilles florifères, et non pas de façon continue ou sporadique au cours du développement : il y a donc une périodicité (endorythme? écorythme?).

Ainsi nous nous trouverions devant un mécanisme très original d'évolution du mode de développement, l'acquisition du pouvoir de ramification

1. Ainsi, sous l'angle de la différenciation plagiotrope, les plantes malgaches seraient plus archaïques que le *Schumanniophyton*.

Source : MNHN, Paris

véritable se trouvant liée à la libération de la fonction florale par rapport à l'axe dit phyllomorphe, en d'autres termes à l'acquisition de la floraison latérale. Hypothése qui permet d'intégrer rationnellement les trois genres.

Ce faisant, nous sommes amené à donner un sens nouveau à la notion de ramification. Nous pensons qu'il serait bon de mettre l'accent un peu plus qu'on ne l'a fait jusqu'à présent sur la dualité que recouvre cette notion. Le *Schummaniophyton magnificum* à rameaux phyllomorphes est-il une plante vraiment ramifiée alors que les rameaux, aussitôt bloqués par la floraison, en sont caducs comme des fruits, et que la plante conserve toujours un port remarquablement monocaule? Certes il y a une voie que le *Schumanniophyton hirsutum* (Hiern) R. Good et le *S. problematicum* (A. Chev.) Aubrév. ont « su » utiliser, permettant d'échapper à ce type de monocaulie : le développement sympodial. Mais lá encore la floraison intervient constamment comme un barrage, et si la ramification y est en un sens multipliée, c'est parce qu'elle y est toujours contrariée. Le rameau phyllomorphe n'est pas plus un rameau que la tige d'un individu hapaxanthe n'est une véritable tige, l'un et l'autre étant assimilables *finalement* à un pédoncule d'inflorescence. En poussant à l'extrême nous arrivons á une conception de l'arbre idéal qui serait constitué d'un tronc, de branches, de ramifications á développement indéfini et à floraison latérale. Il n'est peut-être pas impossible qu'á l'origine des Angiospermes se trouvent des plantes ligneuses de faible gabarit à développement sympodial dont seraient issues d'une part la masse des espéces herbacées et buissonnantes ou prédominant largement les mécanismes sympodiaux et oú les systèmes d'adaptation sont innombrables, d'autre part le lot réduit des espèces ligneuses géantes où l'anthosphère peut se trouver portée jusqu'à 50-100 m du sol grâce aux mécanismes monopodiaux. Je crois avec CORNER (5) et avec F. HALLÉ & OLDEMAN (6) que le « modéle » d'arbre hapaxanthe et monocaule est parfois primitif, mais aussi le modéle « pseudo-ramifié » à tige et à « rameaux » à floraison terminale. Par rapport á ces modèles, nos plantes sont bien perfectionnées : le *Schumanniophyton* avec sa tige principale monopodiale; le *Mantalania* et le *Pseudomantalania* avec leur tige et leurs rameaux à développement indéfini.

Peut-être est-ce depuis l'origine que les espèces xérophiles á feuilles caduques du *Schumanniophyton* utilisent le développement sympodial des branches, mais n'était-ce pas une impasse sur le plan phylogénétique, *pour des arbres*, la véritable formule étant la dissociation pure et simple des fonctions florale et végétative réalisée chez les plantes malgaches? Le développement sympodial a pu permettre une adaptation rapide et la survie des espéces ou la colonisation immédiate, par elles, de nouveaux milieux; le développement monopodial à floraison axillaire ouvrait toutes les possibilités mais représentait un changement profond, fondamental, plus difficile, et immédiatement périlleux. Les plantes malgaches se sont maintenues sans réussir encore la moindre percée évolutionnelle. Seul le *Mantalania sambiranensis* esquisse une démarche d'adaptation vers les régions séches de l'Ouest.

En ce qui concerne l'isolement á Madagascar de l'ensemble *Mantalania-*

Source : MNHN, Paris

Pseudomontalania nous nous contenterons de noter ici que c'est aussi le cas d'autres Gardéniées, en particulier de deux espèces déjà connues (**7, 8, 9**) que nous nommerons :

Gardenía rutenbergíana (Baillon ex Vatke) Leroy, *comb. nov.*

— *Genipa rutenbergiana* Baillon ex Vatke, Abh. Nat. Ver. Bremen **9** : 118 (1885).
— *Gardenia succosa* Baker, Journ. Linn. Soc. **22** : 483 (1887).

Euclínía suavíssíma (Homolle ex Cavaco) Leroy, *comb. nov.*

— *Gardenia suavissima* Homolle ex Cavaco, Adansonia, ser. 2, **7** : 177-179 (1967).

Toutes ces Gardéniées, piégées à Madagascar avant le démembrement de la Gondwanie, témoignent de leur ancienneté comme de leur origine étrangère. Elles témoignent aussi d'un certain blocage évolutionnel où elles se trouvent dans les conditions malgaches.

Les genres *Schumanniophyton*, *Mantalania* et *Pseudomantalania*, quoique ayant franchi quelques étapes décisives de l'évolution, restent à plusieurs égards bien archaïques (notamment s'il est confirmé que les rameaux des plantes malgaches sont orthotropes; et que la périodicité de production des rameaux y exprime un endorythme).

Les hypothèses avancées dans ce texte relativement à la phylogenèse du développement seront reprises dans une note sur le genre *Bertiera*.

Bibliographie

1. Leroy J.-F. — Sur l'organisation et le mode de développement d'un très remarquable ensemble naturel de Rubiacées-Gardéniées de Madagascar. C. R. Acad. Sc. Paris **277**, ser. D : 1657-1659 (1973).
2. Keay R.-W.-J. — *Randia* and *Gardenia* in West Africa. Bull. J. B. Bruxelles **28** : 15-72 (1958).
3. Capuron R. — Révision des Rubiacées de Madagascar et des Comores. 227 p. dactylographiées, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris.
4. Hallé F. — Étude biologique et morphologique de la tribu des Gardéniées (Rubiacées). Mém. ORSTOM, n° 22, Paris (1967).
5. Corner E.-J.-H. — La théorie du Durian ou l'origine de l'arbre moderne. Traduction et adaptation française par N. & F. Hallé, Adansonia, ser. 2, **3** : 422-445 (1963); **4** : 156-184 (1964).
6. Hallé F. & R.-A.-A. Oldeman. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Mon. 6, Masson, Paris (1970).
7. Baillon H. — Sur la section *Torqueasia* du genre *Genipa*. Bull. mens. Soc. Linn. Paris **1**, 42 : 333 (1882).
8. Jumelle A. — Sur quelques plantes utiles ou intéressantes du Nord-Ouest de Madagascar. Ann. Mus. Col. Marseille, ser. 2, **5** : 362 (1907); **8** : 80-81, 82 (1910).
9. Cavaco A. — Un nouveau *Gardenia* (Rubiacées) de Madagascar. Adansonia, ser. 2, **7** : 177-179 (1967).

Laboratoire de Phanérogamie.
Museum, Paris.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) : 53-59, 1974.

RECHERCHES SUR LA PHYLOGENÉSE DU DÉVELOPPEMENT. MISE EN ÉVIDENCE D'UNE SÉRIE DE TROIS ÉTATS DANS LE GENRE *BERTIERA* (RUBIACÉES)

par Jean-François LEROY

RÉSUMÉ : Les travaux de F. et N. HALLÉ (1960-1970) qui ont fait connaître l'existence de trois espèces à inflorescences axillaires dans le genre *Bertiera*, genre classiquement défini comme à inflorescences terminales, ont été développés sur le plan théorique. Ils ont permis de poursuivre l'esquisse, et dans une voie déjà ouverte (8), d'une théorie de la phylogenèse du développement.

SUMMARY: The investigations of F. and N. HALLÉ (1960-1973) have shown three species with axillary inflorescences among the genus *Bertiera*, the representatives of which generally are known with terminal inflorescences. Our work, established on a basis of theoretical considerations, led us to conceive a new hypothesis relative to the phylogeny of the development. According to this hypothesis, the axillary inflorescence is the homologue of the hapaxanthous branch, the first originating from the latter.

***

Le genre *Bertiera* Aublet (1), composé d'une cinquantaine d'espèces tropicales, afro-asiatiques et américaines, a été divisé en deux sous-genres (2, 3); c'est cependant un genre homogène, naturel, bien délimité, présentant certains caractères très particuliers, notamment dans l'organisation du stigmate en rapport avec la disposition des anthères. Jusqu'en 1960, il était donné comme à inflorescences terminales, sur rameaux latéraux, et le développement n'en avait pas été analysé. Les travaux récents [F. HALLÉ, 1967 (5); N. HALLÉ, 1963 (4); 1970 (3); F. HALLÉ et R.-A.-A. OLDEMAN, 1960 (6)] ont marqué deux étapes dans notre connaissance du genre. L'une en montrant qu'il existait deux mécanismes de développement chez les espèces à inflorescences terminales, l'autre en révélant l'existence de trois espèces à inflorescences axillaires.

Source : MNHN, Paris

ESPÈCES A PORT « RAMIFIÉ », À INFLORESCENCES TERMINALES SUR RAMEAUX LATÉRAUX

La tige orthotrope est monopodiale. Dans le cas général, les rameaux sont plagiotropes à floraison terminale et à développement sympodial, mais, chez une espèce au moins, *B. racemosa* (G. Don) K. Schum., les branches sont monocarpiques. Dans l'étude de ce qu'ils appellent le « modèle de Petit », monopode à croissance continue et à branches sympodiales où prend place la grande majorité des *Bertiera*, F. HALLÉ & OLDEMAN ont posé le problème de la variation offerte par le *B. racemosa*, qu'ils associent sous cet angle, et à juste titre, au *Schumanniophyton magnificum*, autre Rubiacée-Gardéniée des plus remarquables que nous avons considérée ailleurs (7). Cette variation se double même, à leurs yeux, d'une autre, à savoir : la tendance à la réduction et à la simplification des articles qui, poussée à l'extrême, « donnerait à la branche latérale une signification purement sexuelle. L'arbre aurait alors une architecture monocaule avec inflorescences latérales (modèle de CORNER)... ».

On est surpris de voir que, s'étant soumis au commandement taxonomique pour associer dans une même catégorie les deux mécanismes, les auteurs n'aient pas envisagé de filiation entre la branche monocarpique, caractère taxé de « franchement marginal », et la branche sympodiale.

Quant à la deuxième variation, c'est par référence à une série assez hétérogène comprenant des Rubiacées, une Euphorbiacée, une Malvacée, une Icacinacée que la conclusion a été amenée. Mais cette filiation *typologique* a-t-elle quelque rapport avec le problème en cause?

ESPÈCES MONOCAULES A INFLORESCENCES AXILLAIRES

Les observations de F. HALLÉ (1961), en Côte d'Ivoire, amenèrent le taxonomiste à admettre qu'une espèce au moins était à inflorescences axillaires : elle fut nommée *B. fimbriata* (A. Chev. ex Hutch. & Dalz.) Hepper (1962) (9). Par la suite, deux autres espèces, identifiées par N. HALLÉ (1963), montrèrent le même caractère : *B. adamsii* (Hepper) N. Hallé, *B. bicarpellata* (K. Schum.) N. Hallé. Comme on le voit d'après les combinaisons nomenclaturales, aucune de ces espèces, insolites par leur port et leur mode de floraison, mais cependant typiques, dans tous leurs autres caractères, du genre *Bertiera*, n'avait été tout d'abord correctement reconnue. Par ailleurs, les modes de développement mis à part, rien ne les rapproche entre elles, comparativement aux autres espèces du *Bertiera*, sous-genre *Bertiera*, où elles viennent tout naturellement se situer sans y constituer de sous-groupe spécial (3).

Il ne semble pas que la véritable originalité de ces plantes ait été saisie. « Les *B. simplicicaulis* (= *B. bicarpellata*), *fimbriata*, et *adamsii* à fruits respectivement bleus, blancs et rouges, sont les seuls *Bertiera* à inflorescences axillaires » écrit N. HALLÉ (1963, p. 299). Par ailleurs il note au sujet du *B. fimbriata* : « tiges subherbacées, dressées, généralement non

Source : MNHN, Paris

ramifiées »; au sujet du *B. adamsii* : « petites tiges sous-ligneuses dressées et non rameuses »; au sujet du *B. simplicicaulis* : « caulis unicus lignosus... »

A nos yeux, ces trois espèces sont d'un extrême intérêt non pas seulement parce que de leur fait se trouve introduite la notion d'une variation de grande amplitude dans le mode de développement, mais parce que les conditions de la variation permettent de saisir des corrélations fondamentales. En d'autres termes une *loi de variation* peut être énoncée : Port « ramifié » à inflorescence terminale sur rameaux latéraux et port monocaule à inflorescences axillaires expriment deux états d'un même processus de développement. Dans le cadre d'une théorie morphologique nous nous trouvons strictement devant un impératif d'homologation entre l'inflorescence axillaire portée par la tige et le rameau latéral à inflorescence terminale. Si nous acceptons l'inflorescence axillaire comme dérivée, deux phénomènes sont intervenus : 1) une contraction de l'inflorescence, fait observable chez plusieurs espèces de *Bertiera*; 2) la suppression de la phase végétative du rameau latéral par accélération onotégnétique. Chez certaines espèces (*B. orthopetala*) cette phase est d'ailleurs courte (1-2 couples de feuilles).

LES TROIS ÉTATS DE LA PHYLOGÉNÈSE DU DÉVELOPPEMENT

L'interprétation à laquelle nous avons été conduit nous amène à reconnaître trois états dans la phylogenèse du développement chez les *Bertiera* (tableau) :

1. Tige monopodiale à inflorescences axillaires (3 espèces).
2. Tige monopodiale à branches monocarpiques (*B. racemosa*).
3. Tige monopodiale à branches sympodiales (*B. bracteolata*, etc.).

Ces trois états s'ordonnent logiquement comme nous les avons disposés, et il n'y a aucune coupure essentielle entre eux. La série est cependant taxonomiquement quelque peu hétérogène et donc légèrement *typologique* mais les recherches étant inachevées, on peut espérer l'améliorer un jour par approfondissement des connaissances. La même séquence a déjà été mise en évidence antérieurement (7) mais par référence à trois genres apparentés et donc sur un plan à caractère typologique plus accentué. Certes, il peut paraître choquant d'unifier par la loi des mécanismes apparemment aussi dissemblables que ceux offerts par le *B. adamsii*, plante subherbacée, et le *B. racemosa*, petit arbre de 10 m de haut, mais de façon générale la théorie est contraignante, qu'elle soit d'ordre taxonomique (F. et N. Hallé) ou, ici, d'ordre morphologique; il arrive souvent aussi qu'elle ne soit pas évidente.

Source : MNHN, Paris

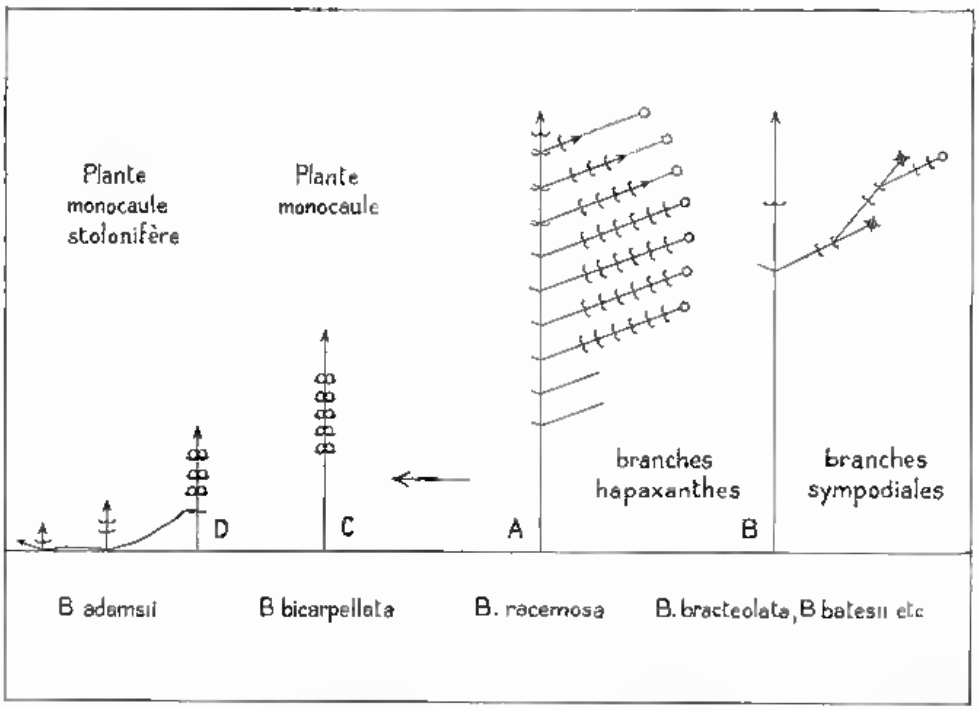


Tableau. — Phylogenèse du développement dans le genre **Bertiera** d'après notre hypothèse. Les tiges sont à développement indéfini. Les inflorescences sont représentées par un cercle. En *A*, le devenir des jeunes rameaux a été figuré en pointillé. En **B**, on a représenté un seul rameau à trois articles (les cercles surchargés d'une croix représentent d'anciennes inflorescences). On peut admettre que le rameau hapaxanthe (*A*) devient une inflorescence axillaire (*C*, *D*) par accélération ontogénétique.

LE SENS DE LA FILIATION

Mais quel est l'état originel dans le processus réel de l'évolution? Dans notre étude sur le *Mantalania* et sur le *Schumanniophyton* (7), nous trouvant dans des conditions comparables, nous avons été conduit à admettre le caractère vestigial de l'inflorescence terminale sur rameaux latéraux, les plantes *entièrement* monopodiales, ayant acquis le pouvoir de ramification (*Mantalania*) nous paraissant presque à coup sûr dérivées. Dans notre conception, ni le *Bertiera racemosa*, ni le *Schumanniophyton magnificum*, à branches monocarpiques, n'ont vraiment « découvert » le phénomène de ramification. Qui plus est, et par extension, celui-ci reste inconnu dans l'immense courant représenté par les *Bertiera* et les *Schumanniophyton* à branches sympodiales, le rameau devant être dans notre vue à développement indéfini. Comment imaginer, d'autre part, qu'une plante à branches hapaxanthes puisse descendre d'une plante ramifiée? Qu'une branche sympodiale puisse procéder phylétiquement d'une inflorescence? De façon générale l'observation du développement ontogénétique nous apprend que le rameau à inflorescence terminale précède l'inflorescence axillaire, celle-ci étant

Source : MNHN, Paris

cependant l'homologue de celui-là. Sans doute a-t-on montré, chez l'*Elæis guineensis* par exemple (**10**) que des bourgeons axillaires voués à produire des inflorescences pouvaient se développer végétativement mais on n'obtenait pas pour autant des inflorescences terminales.

S'il est surprenant que deux des trois *Bertiera entièrement* monopodiaux « ignorent » la ramification, elle est cependant représentée dans ce groupe, et sous une forme particulièrement remarquable, chez la troisième espèce, le *B. adamsii*. Les trois espèces sont d'ailleurs à des degrés d'évolution différents et la variation touchant le développement est intervenue indépendamment dans chaque cas (évolution parallèle). Le *B. adamsii* est une plante haute de quelque 20 centimètres chez laquelle les rameaux latéraux à croissance indéfinie ont trouvé une adaptation nouvelle : la reproduction par stolons.

RÉPONSE A QUELQUES OBJECTIONS INÉDITES[1]

1. « Pourquoi *états* et non pas modèles architecturaux? »

Réponse : La notion de modèle ne comporte aucune implication quant à la filiation; elle relève strictement de la définition théorique des mécanismes et de leur classification mais reste parfaitement compatible avec celle d'état, à laquelle elle doit conduire, comme la classification naturelle, dans ses progrès successifs au XVIIIe siècle, a fini par rejoindre la notion nouvelle de transformisme, et, ainsi, par imposer la saisie par l'esprit d'un nouveau niveau qualitatif.

2. « Pourquoi la présence de deux modèles au sein d'un même genre constitue-t-elle une loi? Pourquoi n'est-ce pas seulement une constatation?»

Réponse : La classification naturelle ou classification objective du XVIIIe siècle résultait d'un effort d'analyse, en somme d'un acte de constatation. Le niveau légal fut atteint lorsque l'analyse fit apparaître la coïncidence entre le plan de la constatation et celui du lien génétique. On retrouve la notion de niveau qualitatif précédemment avancée.

En ce qui nous concerne, voici la constatation : nous sommes devant trois sortes de mécanismes de développement chez *Bertiera*. Il y a recherche de la loi quand on tente de répondre aux questions suivantes : y a-t-il des rapports entre ces mécanismes? Dans l'affirmative sont-ils d'ordre phylétique? S'il y a filiation, quels en sont le sens, les modalités...? Leur classification naturelle doit, selon nous, conduire à la reconnaissance de rapports objectifs, et, si la loi semble une constatation, nous nous en réjouissons, c'est que le degré d'analyse est parfait : le consensus devrait être général.

3. « Les expressions de *commandement taxonomique* et de *filiation typologique* » laissent mon correspondant perplexe.

1. Formulées par un correspondant.

Source : MNHN, Paris

RÉPONSE : Quand, dans un genre établi rigoureusement comme naturel, se rencontrent plusieurs mécanismes de développement, on a le devoir d'admettre des rapports de filiation entre ces mécanismes. C'est ce que j'appelle le *commandement taxonomique*. Et c'est par l'emploi de ce commandement que la taxonomie apporte une aide capitale à la recherche morphologique.

F. HALLÉ & OLDEMAN se plient au commandement taxonomique quand ils écrivent : « Deux espèces de cette liste, *Bertiera racemosa* et *Schumanniophyton magnificum*, se distinguent des autres par le fait que les branches sont constituées, non pas d'un enchaînement d'articles, mais d'un article unique. Chez ces deux espèces, les branches sont monocarpiques; l'*existence d'espèces voisines* (souligné par moi J.-F.L.) à branches typiquement articulées nous incite à ne pas les séparer du modèle de Petit, malgré leur caractère franchement marginal » (Essai, p. 63-64).

La filiation typologique peut être fort éloignée de la réalité taxonomique; elle est par définition une filiation théorique et abstraite, un enchaînement idéel et idéal. Superstructure largement imaginative pouvant être dangereuse, elle n'est de grand intérêt que dans la mesure où les points d'accrochage objectifs en sont significatifs.

4. « Pourquoi un ensemble taxonomiquement hétérogène serait-il typologique? Les modèles architecturaux ont été empruntés par de très nombreux organismes taxonomiquement fort éloignés les uns des autres : certains n'étaient pas des Angiospermes... »

RÉPONSE : Par définition, après les précisions ci-dessus rappelées, la typologie, le degré typologique se mesure à l'hétérogénéité taxonomique; il est d'autant plus grand qu'il est plus éloigné de la réalité taxonomique.

5. « La découverte de trois modèles chez *Bertiera* » ne marquerait pas une « étape fondamentale dans la connaissance du genre ». Ce serait « une observation tout à fait élémentaire ».

RÉPONSE : Cette remarque est intéressante sous l'angle méthodologique car elle semble se rattacher par l'esprit à celle précédemment évoquée sur les notions de constatation et de loi.

Une constatation élémentaire ne saurait marquer un progrès considérable dans la connaissance? L'histoire des sciences abonde cependant en exemples qui démentent cette affirmation. Par ailleurs cette prétendue constatation élémentaire établit la base de développements théoriques de grand intérêt à mes yeux.

6. J'ai gardé pour la fin deux critiques plus embarrassantes. La première concerne le sens de la filiation : n'aurais-je pas dû présenter aussi l'hypothèse du sens inverse de celui qui m'a paru probable, avec ses implications? La seconde me met en demeure de répondre pourquoi le rameau devrait être par définition à développement indéfini?

Source : MNHN, Paris

Réponse : Nous l'avons noté dans notre précédent article sur les *Mantalania* et *Pseudomantalania* : la floraison terminale sur rameaux latéraux en bloquant ceux-ci tend à les annuler; parfois les branches sont même typiquement hapaxanthes (*Schummanniophyton*), et la plante est pratiquement monocaule, le rameau assimilable à un pédoncule inflorescentiel. Certes, il existe un mécanisme qui a eu un immense succès dans l'évolution des Angiospermes : le développement sympodial, mais c'est un mécanisme apparenté où n'intervient aucune réforme profonde du fonctionnement puisque tous les rameaux sont successivement annulés. On peut conventionnellement, en se plaçant sur le plan de la phylogenèse, admettre que la ramification n'a été vraiment achevée que le jour où a été produit le rameau végétatif indéfiniment monopodial. La tige à développement monopodial indéfini est sans doute un progrès dans l'évolution des arbres par rapport à la tige des plantes hapaxanthes; et aussi par rapport à la tige sympodiale. On doit penser de même en ce qui concerne les axes d'ordre supérieur.

Le sens de la filiation doit être considéré dans le cadre de ces considérations : la plante monocaule à branches hapaxanthes semble primitive par rapport à la plante monocaule à floraison axillaire (cas du *B. bicarpellata*); elle semble dérivée par rapport aux mécanismes sympodiaux (*B. bracteolata*).

BIBLIOGRAPHIE

1. Wernham H. F. — A revision of the genus *Bertiera*, Journ. Bot. **50** : 110-117 et 156-164 (1912).
2. Hallé N. — Sur les « *Bertiera* » (*Rubiaceæ*) d'Afrique. Not. Syst. **16**, 3-4 : 280-292 (1960).
3. — Rubiacées in Flore du Gabon **17** : 32-69 (1970).
4. — Espèces africaines nouvelles de *Bertiera* (*Rubiaceæ*). Adansonia, **3**, 2 : 294-306 (1963).
5. Hallé F. — Étude biologique et morphologique de la tribu des Gardéniées (Rubiacées), Mémoires O.R.S.T.O.M. **22** (1967).
6. Hallé F. & Oldeman R.-A.-A. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris (1970).
7. Leroy J.-F. — Sur l'organisation et le mode de développement d'un très remarquable ensemble naturel de Rubiacées-Gardéniées de Madagascar. Comptes Rendus **277**, sér. D : 1657-1659 (1973).
8. — Recherches sur les Rubiacées de Madagascar. Les genres *Mantalania* et *Pseudomantalania* (Gardéniées). *Adansonia* (1974).
9. Hepper F. N. — Notes on tropical African Rubiaceæ. III. Kew Bull. **16**, 2 : 329 (1962).
10. Henry P. — Problèmes de ramification chez les Palmiers. Mém. Soc. Bot. France : 99-107 (1971).

Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E.
et
Laboratoire de Phanérogamie
Museum, Paris.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) : 61-62, 1974.

NOTE SUR DEUX *GREWIA* AFRICAINS

par R. CAPURON †

JUSSIEU, dans sa description du *Grewia mollis*, cite deux échantillons, l'un provenant du Sénégal, l'autre de l'Oware. Ce dernier (conservé dans l'Herbier Jussieu, dans le folio 12567 A) a été communiqué à l'auteur par PALISOT DE BEAUVOIS. Il ne porte que de très jeunes boutons et JUSSIEU a eu beaucoup de difficultés pour les analyser; une note, écrite de sa main, en témoigne : « in flore nondum aperto, semidecomposito, difficile emolliendo, vidi imperfecta sequentia .. »; l'analyse est suivie de l'indication « melius observata in herb. Richard »; sur le determinavit, JUSSIEU ajouta encore : « Specimen perfectus apud D. Richard ». Cet échantillon de l'Herbier RICHARD, après être passé dans l'Herbier E. DRAKE, est actuellement conservé dans l'Herbier d'Afrique du Muséum de Paris; JUSSIEU lui-même l'a déterminé ; « *Grewia mollis* Juss. Ann. mus. 4.91 ». Il s'agit d'une plante récoltée par DUPUIS, portant simplement comme indication de localité la mention « Africae » mais qui est très probablement[1] celle citée par JUSSIEU comme provenant du Sénégal. L'échantillon de DUPUIS portant des jeunes fruits, des boutons assez développés et une fleur épanouie est incontestablement celui qui a servi à JUSSIEU pour décrire son espèce; c'est par suite lui que nous choisirons comme type du *Grewia mollis* Jussieu; il ne fait d'ailleurs aucun doute qu'il appartient à la même espèce que l'échantillon de l'Oware (les caractères foliaires sont tout à fait concordants).

Cette observation n'aurait guère d'intérêt si là devaient s'arrêter nos conclusions. Mais l'examen de la plante de DUPUIS montre que les botanistes ont mal interprété la description de JUSSIEU et que le *Grewia mollis* des auteurs n'est pas celui de JUSSIEU. Le *Grewia mollis* Jussieu n'appartient pas à la section *Axillares* Burr, mais à la section *Grewia* (sect. *Oppositifloræ* Burr.) et il est identique à l'espèce qui fut décrite plus tard (1807) par PALISOT DE BEAUVOIS sous le nom de *Grewia pubescens*. Ce dernier nom doit donc disparaître et céder la place à celui de JUSSIEU. Quant au *Grewia mollis* auct. non Juss. il devra s'appeler *G. venusta* Fresen., FRESENIUS paraissant être le premier auteur à l'avoir décrite.

1. « DUPUIS, ancien jardinier en chef du jardin des Tuileries et botaniste très zélé, dont le précieux herbier, rempli de plantes sénégalaises... » (GUILLEMIN, PERROTTET & RICHARD, Floræ senegambiæ tentamen, 1, 148, *in obs.*).

Source : MNHN, Paris

Les deux synonymies que nous proposons s'établissent comme suit :

Grewia mollis Juss.

Ann. Mus. Hist. Nat. Paris **4** : 91 (1803), *non* auct.
— *Grewia pubescens* Pal. Beauv., Fl. Oware **2** : 76, *tab. 108* (1807).

Grewia venusta Fresenius

Mus. Senckenb. **2** : 159, *tab. 10* (1837).
— *Grewia mollis* auct. mult., *non* Juss.

Signalons en terminant que l'échantillon *Adanson 72 C* conservé dans l'Herbier Jussieu (fol. 12567 B) et déterminé comme *G. mollis* Juss. est en réalité un *Grewia flavescens* Juss.

C.T.F.T., Tananarive,
Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) : 63-68, 1974.

UNE SECONDE ESPÈCE DU GENRE *MEDUSANDRA* BRENAN (MÉDUSANDRACÉES)

par René LETOUZEY et Benoît SATABIÉ

RÉSUMÉ : Description de *Medusandra mpomiana* R. Let. & B. Sat., *sp. nov.* provenant de la même région camerounaise que *M. richardsiana* Brenan et en différant nettement par sa feuille paucinervée et ses inflorescences en épis contractés.

SUMMARY: Description of *Medusandra mpomiana* R. Let. & B. Sat., *sp. nov.* from the same camerounese region as *M. richardsiana* Brenan and differing clearly from it by paucinerved leaf and contracted spicate inflorescences.

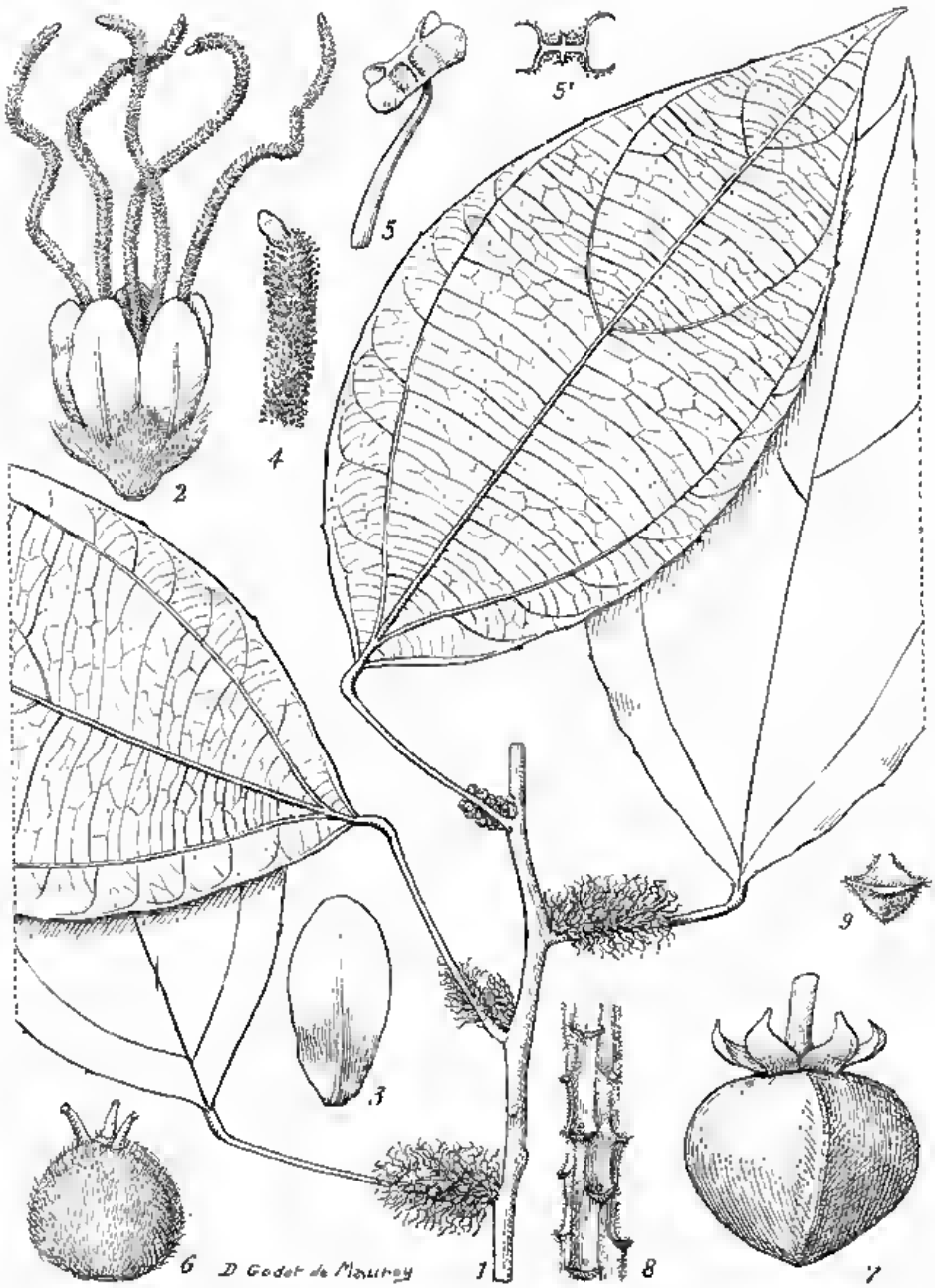
***

A partir de 1945 étaient récoltés dans la région de Kumba au Cameroun (plus particulièrement dans la Réserve forestière de Bakundu-Sud et au voisinage, à 50 km au NW de Douala), des échantillons d'une nouvelle espèce forestière décrite par J. P. M. BRENAN (1952) sous le nom de *Medusandra richardsiana* Brenan, espèce aux affinités difficiles à préciser et faisant ainsi l'objet d'un nouveau genre (*Medusandra*), d'une nouvelle famille (Médusandracées) et d'un nouvel ordre (Médusandrales), cet ordre se plaçant au mieux entre Olacales et Santalales.

Un peu plus tard, le même auteur (1954) rangeait dans cette nouvelle famille le genre *Soyauxia* Oliv. et modifiait en conséquence la définition des Médusandracées et des Médusandrales; cet arrangement a été conservé par R. W. J. KEAY (1958) dans « Flora of West Tropical Africa ». Pour J. HUTCHINSON (1959 et 1969) par contre, le genre *Soyauxia* reste parmi les Passifloracées et la famille des Médusandracées est rattachée aux Olacales.

En décembre 1971 et janvier 1972, à l'occasion de prospections floristiques et phytogéographiques dans le triangle Yingui-Ngambé-Ndikiniméki, à quelque 100 km au NE de Douala au Cameroun, nous avons eu la surprise de découvrir, assez fréquente et abondante. une seconde espèce appartenant incontestablement au même genre, nettement différente de la première et facilement caractérisée, au premier abord, par sa nervation foliaire et l'allure de ses inflorescences. Plus récemment, en décembre 1973, c'est un peu plus au sud, à 120 km à l'est de Douala, que nous retrouvions cette espèce.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Medusandra mpomiana** R. Let. & B. Sat., *sp. nov.* — **1,** rameau fleuri × 2/3; **2,** fleur × 8; **3,** pétale × 8; **4,** extrémité d'un staminode × 20; **5,** étamine après anthèse × 20; **5'**, coupe transversale schématique d'une anthère après anthèse × 20; **6,** ovaire × 20; **7,** fruit × 1,5; **8,** axe de l'épi floral après anthèse, sans jeunes fruits × 4; **9,** bractée × 6. (D'après holotype, *Letouzey 10983*, paratypes éventuellement et *Leeuwenberg 9655* pour le fruit.)

Source : MNHN, Paris

De son côté, de janvier à avril 1972, notre ami A. J. M. LEEUWENBERG récoltait, dans la région de Nkongsamba à 100 km au nord de Douala, des échantillons de cette seconde espèce de *Medusandra*.

Celle-ci, tout comme *M. richardsiana*, n'est qu'un petit arbre et il est vraiment étonnant que ces espèces, faisant partie d'un nouvel ordre, soient si longtemps passées inaperçues des collecteurs et des botanistes, au moins dans les régions — en définitive très voisines et relativement parcourues — de Kumba et de Nkongsamba. Nous trouvons là une nouvelle preuve — parmi combien d'autres — de l'intérêt des récoltes et des études de botanique systématique tropicale; cette discipline, encore au stade de l'inventaire linnéen pourrait-on dire, est injustement mal servie, mal soutenue et décriée même par trop de botanistes d'avant-garde œuvrant hors des réalités historiques et dimensionnelles tropicales, ou par une multitude de botanistes des régions tempérées noyés au milieu de leurs problèmes intellectuels et microstationnels de génétique intraspécifique.

Medusandra mpomiana R. Let. & B. Sat., *sp. nov.*[1].

Characteres generis (BRENAN 1954, p. 510-511). *Folia nervis lateralibus 2-3-jugis; inferum jugum assurgens prope basin insertum. Flores sessiles in spicis brevibus compactis confertis.*

TYPE : *Letouzey 10983*, Cameroun (holo-, P; iso-, B, BR, CO, HBG, FHI, K, WAG, YA).

Petit arbre de 20-60 cm de diamètre à la base, atteignant 10-20 m de hauteur totale, à cime en hauteur, compacte, mais avec branches courbées, ramifiées, retombantes, à feuillage vert foncé; parfois tronc court, difforme, cannelé, bosselé, avec rejets, surmonté de 4-8 tiges verticales. Écorce mince, lisse ou lenticellée; bois blanc, tendre. Bourgeons et jeunes rameaux pubérulents, avec poils couchés obliquement, puis rapidement glabrescents; stipules subulées de 3-5 mm, caduques.

Feuilles à pétiole de 2-6 cm de longueur, un peu renflé aux deux extrémités avec jonction du limbe souvent coudée, à pubérulence éparse puis glabrescent; limbe elliptique, parfois oblong-elliptique, de 6-22 cm de longueur (dont acumen de 0,5-3 cm) × 3-9,5 cm de largeur, cunéiforme et souvent un peu asymétrique à la base, acuminé au sommet, à marge très obscurément et très lâchement serrulée, coriace; 2-3 paires de nervures latérales, l'inférieure presque basale, peu courbée, très ascendante et atteignant la moitié supérieure du limbe où se situent les 1-2 autres paires très courbées; nervures tertiaires dans l'ensemble perpendiculaires à la nervure médiane, toutes nervures saillantes au-dessous du limbe, la médiane et les

1. Nous dédions avec gratitude cette nouvelle espèce à l'Assistant des Eaux et Forêts camerounais MPOM Benoît qui, une fois de plus, nous accompagnait en 1971-1972-1973 lors de prospections dans les régions de Ndikiniméki et d'Eséka et dont les remarquables capacités de naturaliste sont dignes de tous éloges.

Source : MNHN, Paris

latérales enfoncées sur la face supérieure; face inférieure du limbe avec pubérulence éparse, puis glabrescente.

Inflorescences en épis solitaires ou par 2-3 à l'aisselle des feuilles, courts et ne dépassant guère 2 cm de longueur, 1,5 cm de largeur et seulement 0,5 cm de diamètre en début de fructification (après perte des pétales, étamines et staminodes), contractés, à axe épais pubescent, garni d'alvéoles longitudinales contiguës où se loge la fleur; celle-ci sessile et soutenue par une bractée épaisse, en vasque triangulaire de 1-1,5 mm de largeur, pubescente, caduque au moment de l'anthèse.

Fleurs odorantes, blanches. Calice vert, pubescent, de 2 mm de hauteur, à 5 lobes triangulaires. Corolle à préfloraison imbriquée, à 5 pétales blancs, oblongs, de 3 mm de hauteur, un peu concaves et arrondis au sommet, à nervure médiane marquée. Étamines 5, faiblement soudées avec la base des pétales, de 1,5 mm de hauteur; anthères basifixes et ± cubiques avant anthèse, à loges intérieures plus petites que les loges extérieures, basculant à 90° vers l'intérieur lors de l'anthèse et s'ouvrant alors latéralement par 4 clapets longitudinaux à charnière verticale (cf. « portes à double battant »; « flaps » de J. P. M. Brenan, 1953, p. 508)[1]. Staminodes 5, atteignant 1 cm de longueur, densément pubescents, avec poils claviformes sauf vers la base glabre, terminés à l'extrémité par un petit appendice anthériforme en apicule glabre, rarement bifide. Ovaire pubérulent, globuleux et ne dépassant pas 1 mm de diamètre, uniloculaire mais avec fine colonnette centrale, garni de 6 ovules pendants du sommet de la loge et surmonté de 3 courts styles glabres, dressés vers l'extérieur.

Capsule de teinte crème nuancée de rouge foncé, glabre, subglobuleuse trigone, d'environ 2 cm de diamètre et 1,5 cm de hauteur, portée par un pédicelle long d'environ 1 cm et entourée à la base par les 5 lobes accrus du calice, coriaces et vert pâle, atteignant environ 8 mm de longueur, retournés et concaves vers le pédicelle, glabrescents; capsule avec fil axial interne du sommet à la base de la cavité, s'ouvrant par 3 fentes le long des côtes du fruit, à valves persistant quelque temps. Graines avortées sur le matériel disponible.

Matériel étudié (Cameroun) : *Leeuwenberg 9322*, forêt de Bakaka au km 3 de la route Eboné-Ekomtolo, Eboné se trouvant au km 11 de la route Nkongsamba-Douala (fl., janv.); *9538*, *eod. loc.* (j. fr.; mars); *9655*, chutes d'Ekom sur le Nkam à 15 km au NE de Nkongsamba (fr., avr., secs et en alcool); *Letouzey 10817*, près Ndokbassabem à 25 km au SSW de Ndikiniméki (v. fr., déc. et bois), retrouvé en abondance à quelques kilomètres de là, à l'W et au NW de Ndoknabao; *10983*, près Iboti à 20 km à l'ESE de Yingui, localité située à 35 km à l'E de Yabassi (fl., janv.); *11084*

1. Les étamines de *M. richardsiana* et de *M. mpomiana* nous paraissent identiques et les dessins E et I de la figure 2, page 232 publiés par J. P. M. Brenan (1952), repris par R. W. J. Keay (FWTA, 1958, p. 655, *t. 185*, devraient à notre avis être modifiés comme décrit ici (anthères basifixes, basculées à l'anthèse, s'ouvrant par 4 clapets retournés vers l'extérieur et portant des grains de pollen sur leur face interne. L'anthère de *Soyauxia* s'ouvre également par clapets mais elle peut être interprétée semble-t-il comme médio-dorsifixe et versatile (« peltée »), les 4 clapets occupant alors obliquement les angles du plateau formé par les 4 loges polliniques (cf. R. W. J. Keay, 1958, p. 653, *t. 183 B*).

Source : MNHN, Paris

(type), près Nkam à 10 km au NNE de Ngambé, localité située à 75 km au NE d'Edéa (fl., janv.); *12281*, falaise méridionale de la forêt de Mambé près Boga, localité située à 30 km au N d'Eséka (stér.).

Les deux espèces du genre *Medusandra* se distinguent donc en définitive aisément par les caractères suivants :

— Feuilles à env. 8 paires de nervures latérales; inflorescences en racèmes allongés ..... *M. richardsiana*

— Feuilles à 2-3 paires de nervures latérales; inflorescences en épis contractés *M. mpomiana*

Il n'est pas tenu compte ici de caractères secondaires n'ayant qu'une valeur relative, par comparaison côte à côte d'échantillons médians pour les deux espèces : stipules, marge du limbe, nervures tertiaires, pubérulence, bractées, taille des pétales, extrémité des staminodes, lobes calycinaux fructifères, forme du fruit...

Au point de vue phytogéographique, les deux espèces de *Medusandra* appartiennent à la forêt biafréenne à Césalpiniacées (R. Letouzey, 1968, p. 124) mais, jusqu'à plus amples informations, il semble que *M. richardsiana* ait été rencontrée dans la plaine basse (à 50 m environ d'altitude), couverte par cette variante de la forêt à Césalpiniacées qu'est la forêt littorale à *Sacoglottis gabonensis* et *Lophira alata* (R. Letouzey, 1968, p. 135), alors que *M. mpomiana* ait été rencontrée sur les pentes s'élevant de cette plaine vers les plateaux intérieurs camerounais, entre 500 et 800 m d'altitude, l'imprécision actuelle des cartes de cette région, quant au relief, ne permettant pas un meilleur repérage.

Les deux espèces existent, parfois relativement abondantes, en forêt de type primaire mais il est à noter aussi que, pour toutes deux, leur présence est signalée en forêt dégradée, voire en ce qui concerne *M. mpomiana* dans des friches postculturales à *Elæis* et *Albizia* dérivées elles-mêmes de la forêt précédente, ou peut-être formées parfois sur des savanes à *Terminalia glaucescens* cultivées puis abandonnées et se reforestant alors avec *Lophira alata* et *Pycnanthus angolensis*. L'existence d'exemplaires de *M. mpomiana* à tiges multiples sur un même tronc court s'explique certainement par la formation de « cépées » développées sur des souches laissées par le cultivateur après défrichage de la forêt, cette espèce ayant la possibilité, signalée aussi pour *M. richardsiana*, d'émettre des rejets vigoureux.

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum, Paris,
et Herbier national Camerounais,
BP 194, Yaoundé.

Bibliographie

Brenan J. P. M. — Plants of the Cambridge expedition, 1947-1948 : II. A new order of flowering plants from the British Cameroons, Kew Bull. 1952, 2 : 227-236, *tab. 1*, 2 (1952).

Source : MNHN, Paris

BRENAN J. P. M. — *Soyauxia*, a second genus of *Medusandraceæ*. Kew Bull. 1953, 4 : 507-511 (1954).
HUTCHINSON J. — The families of flowering plants, ed. 2, **1** : 335 (1959).
HUTCHINSON J. — Evolution and phylogeny of flowering plants: 366 (1969).
KEAY R. W. J. — Flora of West Tropical Africa, ed. 2, **1**, 2 : 652-656, *tab. 184-185* (1958).
LETOUZEY R. — Étude phytogéographique du Cameroun, 508 p., Paris (1968).

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) : 69-75, 1974.

LE FRUIT DE *LAVIGERIA MACROCARPA* (OLIV.) PIERRE ICACINACÉE D'AFRIQUE

par Nicolas HALLÉ

RÉSUMÉ : Une illustration détaillée est donnée du fruit de *Lavigeria macrocarpa* (Oliv.) Pierre. A cette occasion quelques caractères sont nouvellement décrits ou précisés, des rectifications sont apportées, et la répartition de l'espèce est revue et complétée pour le Cameroun et le Gabon.

SUMMARY: Detailed illustration of fruiting *Lavigeria macrocarpa* (Oliv.) Pierre with complementary notes, rectifications and distribution for Cameroun and Gabon.

***

Dans la Flore forestière de la Cochinchine, L. PIERRE décrivit en 1892 un genre africain d'Icacinacées, *Lavigeria*. Après une description précise et de pertinents commentaires il conclut ainsi : « En somme dans cette petite famille des Icacinacées les vrais caractères génériques sont surtout marqués dans le fruit et dans la graine ». Il appuie cette remarque de plusieurs exemples africains et asiatiques. Il est regrettable que dans les Flores du Cameroun et du Gabon, Icacinacées, par J.-F. VILLIERS, parues en 1973, il n'ait pas été tenu compte de cette remarque.

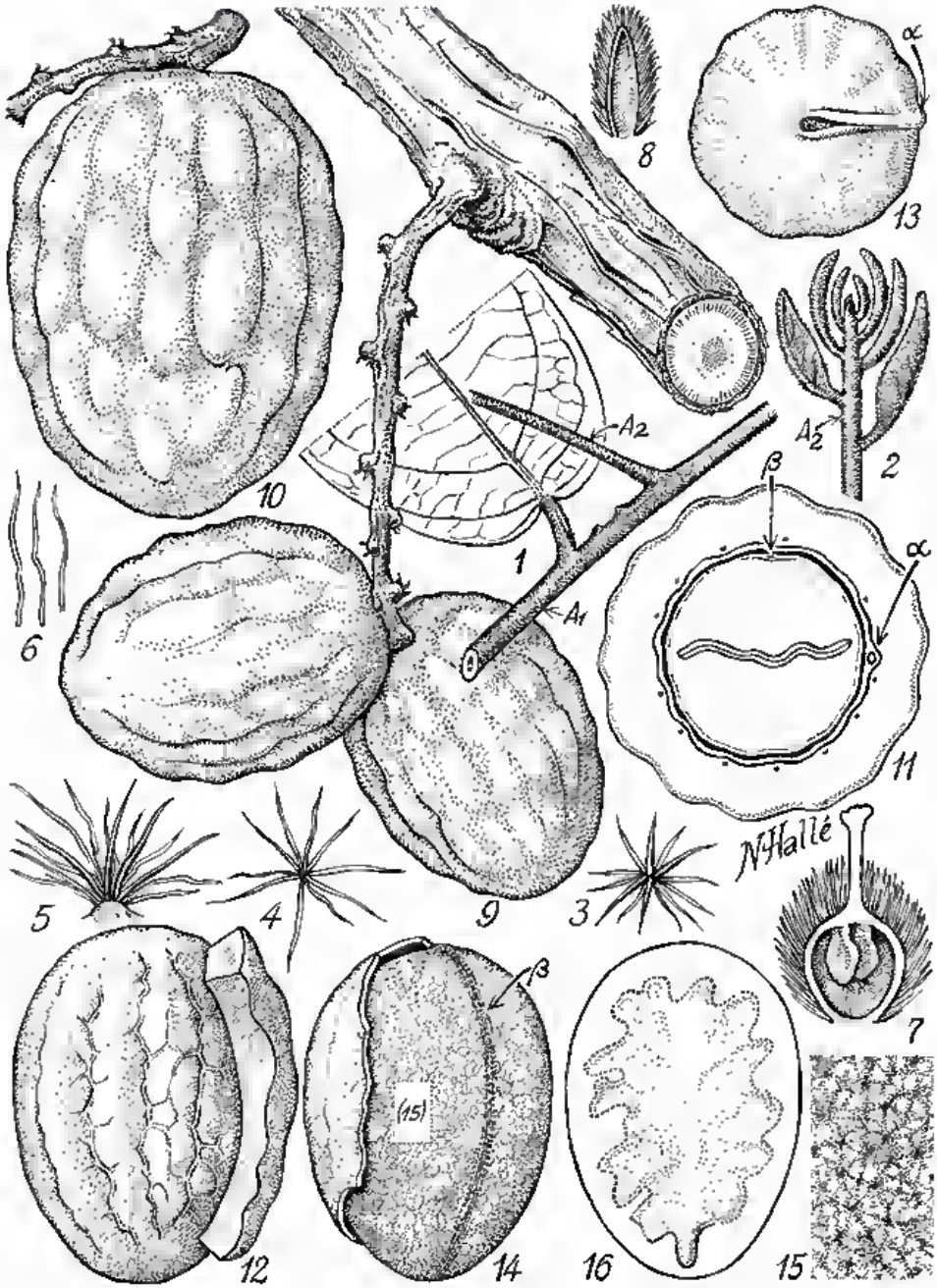
Plusieurs erreurs se sont glissées dans les travaux qui traitent de cette espèce. Nous profitons pour faire les rectifications qui s'imposent, de l'occasion que nous avons eu d'analyser *in vivo* le fruit du *Lavigeria*. Nos dessins coloriés et nos notes accompagnés d'herbiers fructifères avaient été confiés à J.-F. VILLIERS qui n'en tira aucun parti, n'y ayant pas reconnu le *Lavigeria*.

OBSERVATIONS NOUVELLES ET RECTIFICATIONS

1. — *Les feuilles* alternes sont distiques, précision importante qui paraît être passée inaperçue.

2. — *Les rameaux juvéniles* longuement sarmenteux présentent des feuilles parfois très réduites et très caduques ou qui au contraire se développent et persistent. Ces feuilles sont remarquables par leur aire axillaire qui s'étire longuement sur l'axe et sur laquelle s'échelonnent, espacées par des intervalles atteignant 5-10 mm les bourgeons axillaires; ces derniers

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Lavigeria macrocarpa** (Oliv.) Pierre : **1**, fragment végétatif montrant 2 bourgeons et un rameau axillaires caulescents; **2**, sommet d'axe juvénile; **3**, poils d'entrenœud (voir texte); **4**, poils de limbe; **5**, poils de rachis d'infl.; **6**, poils de paroi endocarpique; **7**, gynécée haut de 2 mm; **8**, bractée de 1,5 mm; **9**, infrut. fr. verts; **10**, drupe mûre 65 × 57 mm; **11**, coupe transversale du fr. (α, vaisseau endocarpique; β, raphé); **12**, noix de 55 × 40 mm avec un reste de sarcocarpe; **13**, noix vue par la base; **14**, graine; **15**, détail du tégument séminal (10 × 6 mm); **16**, albumen ouvert montrant le contour approximatif de l'embryon et sa radicule orientée vers l'apex. (*N. Hallé 3734*).

Source : MNHN, Paris

sont ordinairement au nombre de trois et le plus éloigné de l'aisselle est celui qui produit, de façon précoce, un rameau secondaire (Pl. 1, *fig. 1, A2*).

3. — *Section des tiges.* VILLIERS l'indique comme quadrangulaire, terme repris de BOUTIQUE (1960). En fait les tiges aoûtées sont cylindriques et il en est de même *in vivo* des tiges juvéniles; par dessiccation les entrenœuds juvéniles sont plus ou moins marqués de sillons mais non à proprement parler quadrangulaires. Si les vieilles tiges (1-3 cm de diamètre) sont parfois subanguleuses, cela est lié à la structure du bois (cf. obs. 17, ci-dessous).

4. — *Pilosité des rameaux, poils stellés.* Ce qualificatif est utilisé par plusieurs auteurs depuis OLIVER. En fait les poils sont fasciculés ou ombellés (suivant le terme de PIERRE), disposés en touffes denses; les éléments (par 5-20 environ) sont des poils simples et il n'y a pas de base commune. Longs de 0,2 à 0,4 mm, ils sont *in sicco* bruns ou translucides, longuement atténués aigus, parfois ± fins et contournés. Les poils du rachis inflorescentiel sont du même type.

5. — *Pilosité des bractées et ovaires.* Sur ces organes les poils sont disposés en revêtement uniformément très dense. A la face interne de l'endocarpe la pilosité consiste en poils simples très fins et épars, jaune transparent et couchés, longs d'environ 0,5 mm.

6. — *Pilosité des limbes foliaires.* Selon VILLIERS, le limbe serait glabre sur les deux faces. Il convient de dire que les feuilles sont plus ou moins glabrescentes; au stade juvénile elles sont très densément et entièrement velues et cette pubescence est rarement totalement caduque. Les poils des limbes sont ± distinctement disposés en fascicules stelliformes, en un mélange variable d'éléments ± raides, bruns, aigus, et de poils transparents fins sinueux ou contournés.

7. — *Couleur des limbes.* C'est la teinte brun roux ou brun ochracé et faiblement discolore qui est caractéristique *in sicco.*

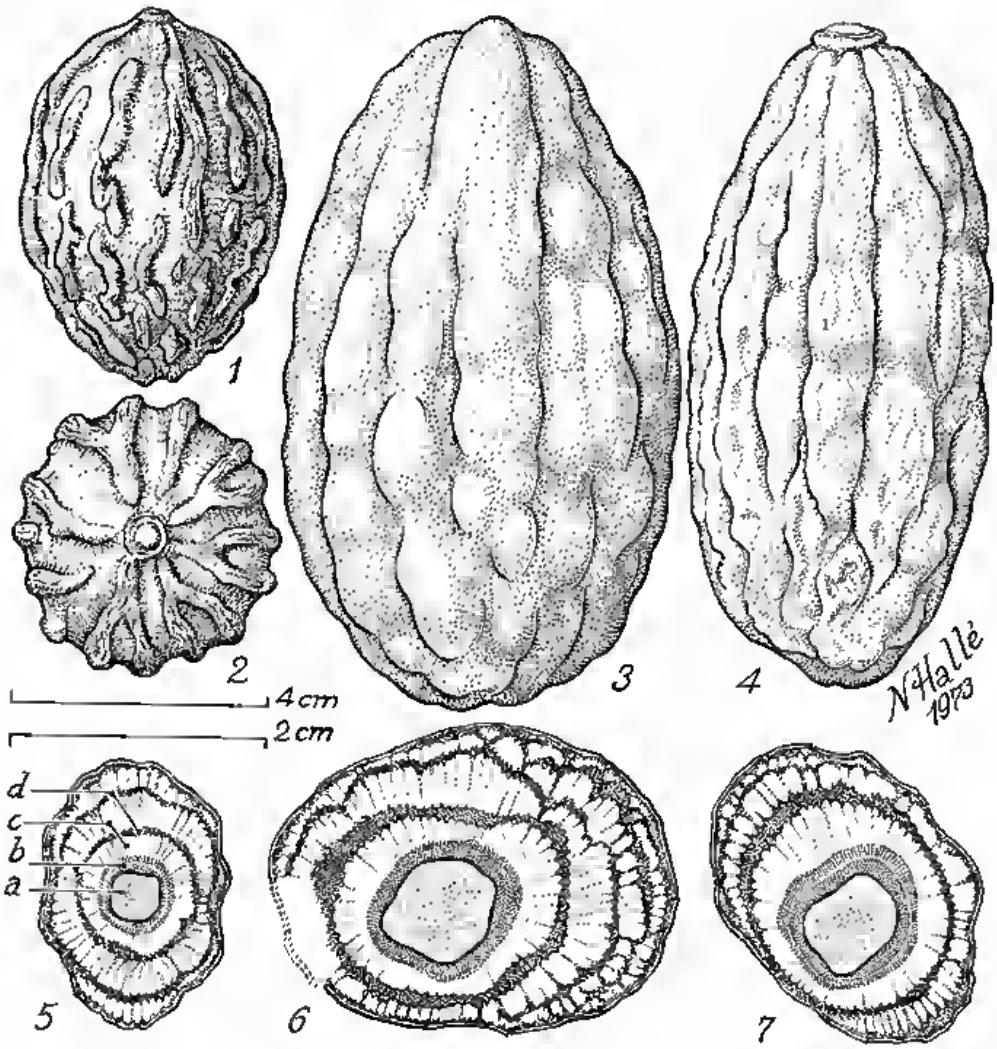
8. — *Fleurs hermaphrodites.* Ce caractère est sûr. Dans sa clé des genres VILLIERS (p. 4, 1973) indique par erreur « plante monoïque ».

9. — *Ovaire.* La loge unique contient bien deux ovules inégaux et la figure de BOUTIQUE en coupe para-axiale, avec un seul ovule, est incomplète.

10. — Les remarques de BOUTIQUE (p. 270) concernant l'existence de *deux formes de fruits* sont très intéressantes et très importantes pour le Gabon. Il est regrettable que la Flore du Gabon ne donne pas ces informations à ses lecteurs. C'est la forme courte que nous avons analysée; son fruit atteint seulement 8-9 cm de longueur. Au contraire PIERRE a étudié spécialement la plus grande forme qui atteint 10-16 cm.

11. — *La figure du fruit* donnée par BOUTIQUE (*G*, p. 269) correspond aux fruits de la grande forme; son ornementation paraît beaucoup moins

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Lavigeria macrocarpa** (Oliv.) Pierre : **1** et **2**, drupe, forme courte, séchée rapidement dès la récolte (*Letouzey 8970*); **3**, drupe, forme longue, aspect *in vivo* d'après un moulage de Dybowski (maquette peinte à la couleur pourpre du fr. mûr); **4**, drupe, forme longue, probablement séchée après conservation en liquide (*Klaine 6175*); **5**, coupe de tige ligneuse (*Klaine 6175*) (*a*, moelle; *b*, bois dur; *c*, bois tendre; *d*, anneaux libériens); **6**, autre coupe de 3 cm, maximum observé (*A. Chevalier 26818*); **7**, autre coupe (*Letouzey 8970*).

accusée que celle des fruits étudiés par Pierre où l'on reconnaît les alignements longitudinaux de bosses ou verrues. Le fruit figuré par Oliver (1895) bosselé et verruqueux est semblable à celui que nous avons étudié et comme ceux qui ont été récoltés au Cameroun. Le fruit figuré par Villiers donne pour le moins une idée très mauvaise de l'échantillon auquel il se réfère; on y reconnaît difficilement le croquis du manuscrit de Pierre joint à l'herbier *Jolly 153*.

12. — *Type de l'espèce.* Villiers cite à tort comme holotype de l'espèce celui du synonyme *Lavigeria salutaris* Pierre. Le type de l'espèce est *Mann*

Source : MNHN, Paris

43, Fernando Po (holo-, K; iso-, P!). La forme typique est donc bien celle qui a été figurée par OLIVER et qui a des fruits ovoïdes courts.

13. — *L'endocarpe* a été décrit comme ± ligneux par tous les auteurs depuis OLIVER mais le terme approprié paraît être osseux (*osseus* : qui a la dureté et l'aspect de l'os); cet endocarpe n'est pas du tout fibreux mais très cassant.

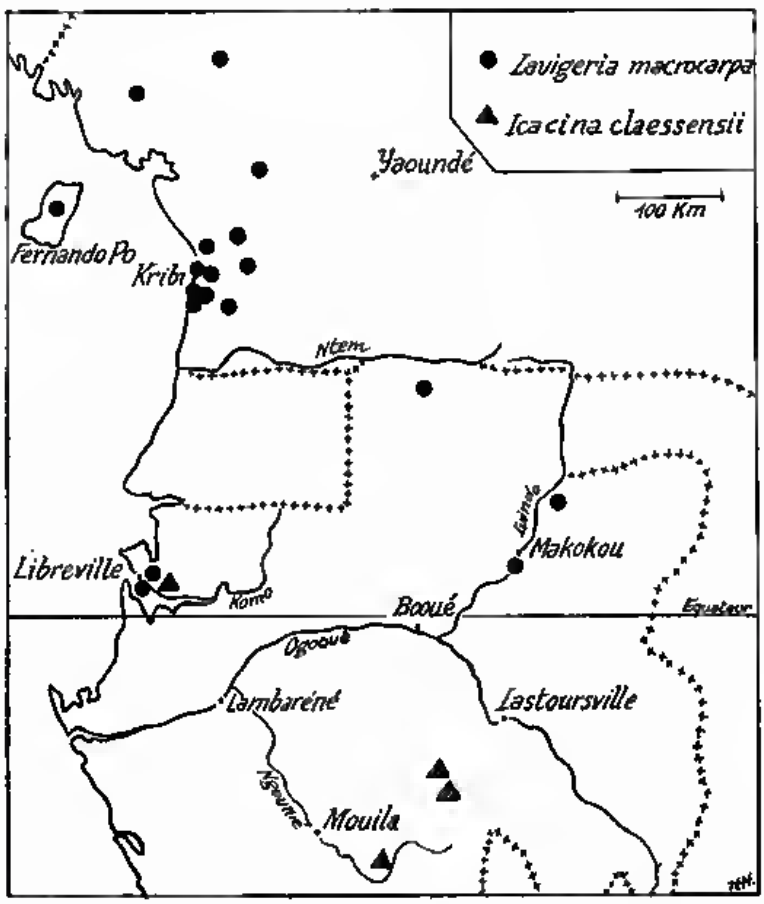


Fig. 3. — Répartition du **Lavigeria macrocarpa** et de l'**Icacina claessensii** au Cameroun et au Gabon.

14. — *L'épiderme de la graine* est une très mince pellicule transparente, plus ou moins ouvragée de perforations et ornée d'un réseau multirayonnant de veinules brunes; il est traversé en long par une bande brune opaque qui est le raphé (β) qui se situait dans notre échantillon à 90° du canal endocarpique (α).

15. — *Le poids d'un fruit* (Pl. 1, *10*) de 65 × 57 mm est de 117 g; le noyau pèse 48 g; la graine dépouillée de ses enveloppes pèse 37 g. Le poids du sarcocarpe est de 69 g; la chair en est très ferme, rose purpurin

Source : MNHN, Paris

en surface comme en profondeur; il est consommé par les animaux et occasionnellement par l'homme. Avant maturité le fruit est vert clair avec en surface une fine pubescence brunâtre ressemblant à une pruine; la pulpe immature est jaune pâle.

16. — *Le rhytidome des vieilles tiges* est remarquable; il est brun roussâtre, parfois grisâtre, divisé en plaques allongées et irrégulières minces qui tendent à se desquamer.

17. — *Le bois*, au-dessus d'un diamètre d'environ 1 cm (et jusqu'à 3 cm, maximum observé), présente des inclusions annulaires de liber très remarquables. Des structures anormales comparables ont été décrites (M. Obaton, 1960) chez plusieurs Icacinacées Ouest-africaines : *Icacina mannii* Oliv., *Rhaphiostylis beninsenis* Planch., *R. cordifolia* Hutch. & Dalz. et *R. ferruginea* Engl.

18. — *L'appareil souterrain* est très remarquable, il consiste en un gros tubercule turbiné napiforme atteignant 50 cm à 1 m au dire des informateurs (Bos, Letouzey), à écorce brun ochracé; il serait ligneux mais tendre *in vivo*; les Porcs-épics (*Atherura*) le déterrent pour le manger.

19. — *La fleur* est blanc crème, ± rosée à l'extérieur, à odeur fétide (Tisserant, Bos).

20. — Dans la Flore de la Cochinchine (Pl. 267), à la dernière ligne de la seconde page de texte, lire *Icacina macrocarpa* au lieu de *I. macrophylla*.

21. — L'*Icacina claessensii* De Wild. ressemble beaucoup au *Lavigeria macrocarpa*. La taille, la couleur des feuilles et le réseau des nervilles très saillantes et la pubescence peuvent tromper en ce qui concerne l'appareil végétatif. L'*Icacina claessensii* diffère par sa nervure médiane qui se présente en un sillon plus étroit et plus profond à la face supérieure. La pubescence est plus rare sur les entrenœuds et non disposée en fascicules stelliformes. L'excentricité du style au sommet de l'ovaire est un caractère distinctif essentiel en l'absence de fruit.

Matériel étudié :

Lavigeria macrocarpa :

Cameroun (* numéros non cités dans la Flore du Cameroun) : *J. Bos 3125**, 5 km S Kribi; *3305**, 9 km SE Kribi; *3753**, Grand Batanga; *4025**, 19 km SE Kribi; *4072**, 18 km NE Kribi; *4098**, 17 km N Kribi; *6014**, 36 km N Kribi (fl., fin oct. à déc.; fr. juv., janv.; fr., mars). *Brenan & Onochie 9467*, lac Barombi, Kumba (fl., mars); *Letouzey 8970**, riv. Niété, 40 km SE Kribi (fr. mars); *9830*, Minso II, 30 km WSW Obala (fl., janv.); *11180**, confluent Nkam-Nkébé, 20 km SW de Nkondjok, route Bafang-Yabassi (fr., fév.); *W. J. de Wilde 1352* (et non pas *1532*), 50 km NW Eséka (fl., nov.); *Zenker 1184*, Bipindi (fl.); *Leeuwenberg 5055*, 60 km SW d'Eséka (fr. juv., mars). — Gabon (* numéros non cités dans la Flore du Gabon) : *Aubry-Lecomte s.n.*, Gabon, « Ourendé » (et non pas Owendo) (fr. non vus); *A. Chevalier 26818*, île Coniquet (fl. et fr., sept.); *N. Hallé 3734**, Bélinga, env. 800 m alt. (fr., juin); *A. Hladik 1547**, Makokou (fr., sept.); *Jolly 153*, env. de Libreville (fr., avr.); *Klaine 1732**, *6175*, env. de Libreville

Source : MNHN, Paris

(fl. janv. et mars); *Le Testu 9451*, Binoc, 15 km SW Minvoul (fl., janv.); *Dybowski s.n.**, sans loc. précise, très probablement Gabon (1894, moulage de fruit). — FERNANDO PO : *G. Mann 43*, récolté en 1859 (fl.). — CENTRAFRIQUE : *Le Testu 4487*, Yalinga (fl., janv.); *Tisserant 1372*, Bambari (fl., janv.); *2354*, Boukoko (fl., janv.).

Icacina claessensii :

GABON (* numéros non cités dans la Flore du Gabon): *Klaine 959**, env. de Libreville (fr., juin); *3334**, env. de Libreville (fr., mai); *Le Testu 6485*, Péca (et non Pèra), 40 km SW Mbigou (fl., avr.); *8234**, Mavanga, 50 km NNE Mbigou (fl., août); *8675**, Mayabi, 90 km WSW Lastoursville (fl., janv.). — CONGO : *Lecomte C 31**, Niounvou, région de Kitabi (fl., janv.). — ZAÏRE : Pour mémoire : *Jean Louis 6809, 12787; R. Germain 2225*.

BIBLIOGRAPHIE

BOUTIQUE R. — *Icacinaceæ*, Fl. du Congo **9** : 267-270 (1960).
OBATON M. — Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. Masson, Paris, 220 p. (1960).
OLIVER D. — Flora of Tropical Africa **1** : 357 (1868).
— Hooker's Ic. Plant. **4** : *tab. 2338* (1895).
PIERRE L. — Flore forestière de la Cochinchine **4** : *tab. 267*, texte seulement (1892).
VILLIERS J.-F. — Icacinacées, Flore du Cameroun **15** : 3-100 (1973).
— Icacinacées, Flore du Gabon **20** : 3-100 (1973).

Laboratoire de Phanérogamie,
Museum, PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) : 77-98, 1974.

LE GENRE *DICELLANDRA* HOOK. F. (MÉLASTOMACÉES)

par H. JACQUES-FÉLIX

SUMMARY: This revision accounts for species of *Dicellandra*, including a new one; the type-species, *D. barteri*, includes 4 varieties resulting in 3 new combinations. The g. *Dicellandra* occurs within the guineo-congolean Region, exclusively in forests. It should be classified among *Sonerileæ*.

*
* *

Le genre *Dicellandra* fut établi en 1867 par J. HOOKER sur les deux syntypes du *D. barteri* : *Barter 2113*, de Nigeria, et *Mann 3*, de Fernando Po. En 1871 ce même auteur ajouta une deuxième espèce, *D. setosa*, d'après une récolte d'AFZELIUS au Sierra Leone. En réalité, cette addition, faite avec beaucoup de réserve : « A very doubtful plant as to genus », reposait davantage sur quelques convergences superficielles que sur l'identité de caractères essentiels. Cette composition hétérogène ne fut pas discutée par COGNIAUX qui, en 1891, rapporta au *D. barteri* un spécimen d'Afrique centrale, *Schweinfurth 3166*, cité peu après par GILG comme syntype du nouveau genre *Phæoneuron*. Dans sa Monographie de 1898, GILG ne dissipa pas pour autant la confusion sur le genre *Dicellandra*, auquel il ajouta une troisième espèce, *D. liberica*.

Ce fut O. STAPF qui, en 1900, par une étude minutieuse de tous les caractères, montra que ces deux genres ne sont même pas très apparentés, et ramena *Dicellandra* à ses limites exactes avec la seule espèce-type, *D. barteri*. De sorte que, malgré des récoltes ultérieures et la proposition de quelques nouveaux noms, le genre reste peu important et homogène[1].

APPAREIL VÉGÉTATIF. — Tous les *Dicellandra* sont vivaces. Leur croissance sympodiale se faisant par développement d'un seul rameau situé sous l'inflorescence, ils restent généralement unicaules, avec un port

1. Les spécimens cités sont principalement ceux des Herbiers de Bruxelles, Paris, Wageningen et Coimbra. Cependant, la carte (fig. 2) fait également état de ceux de Kew dont le relevé m'a été aimablement communiqué par G.-E. WICKENS.

Je remercie les Directeurs de ces différents Établissements, et aussi B. VERDCOURT et G.-E. WICKENS, qui m'ont fourni de précieux renseignements concernant ce genre.

Source : MNHN, Paris

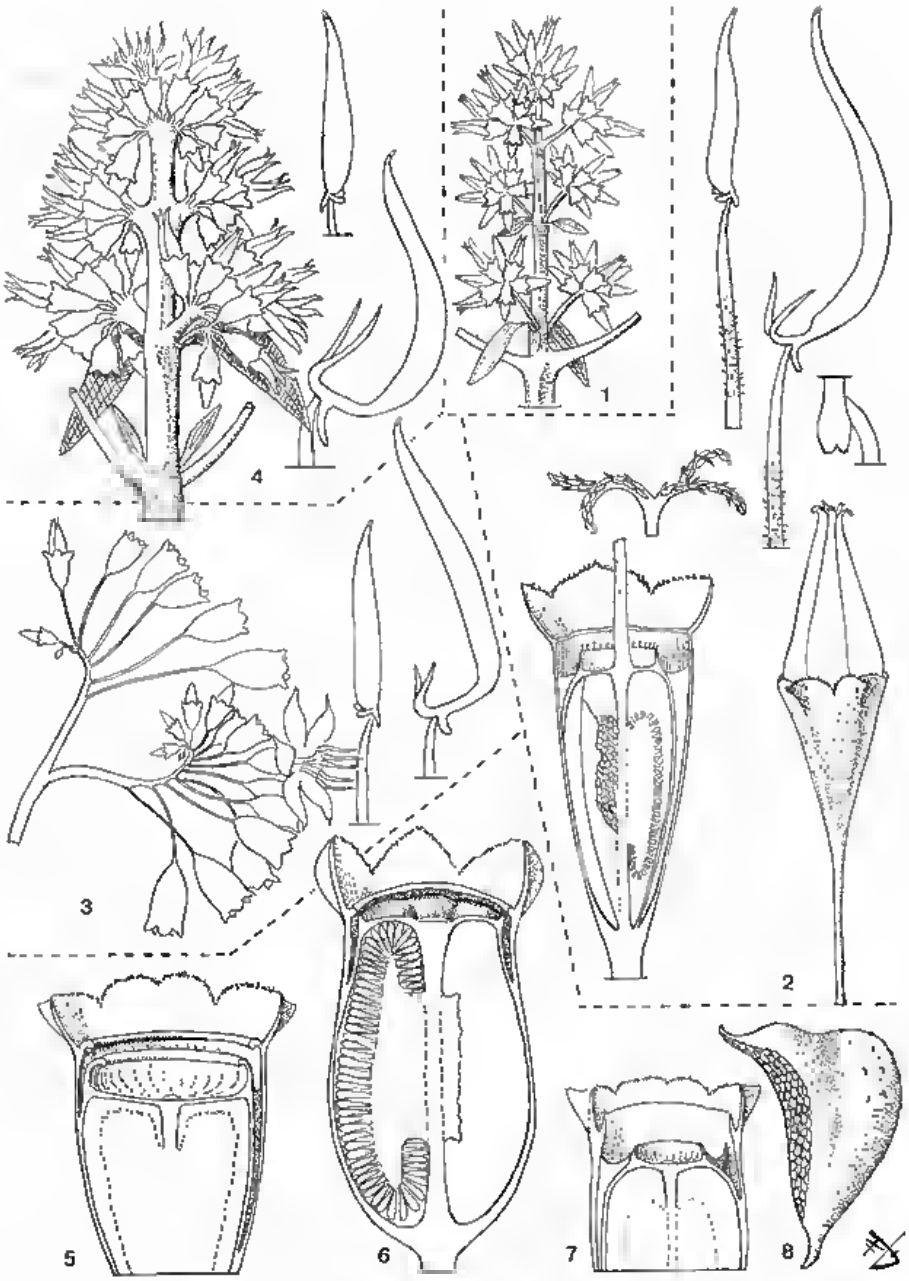
ne variant que de l'arbrisseau étalé, ascendant ou appuyé, à l'arbrisseau réellement dressé et de hauteur médiocre.

STADE JUVÉNILE (Pl. 4). Nous savons, par les récoltes et observations de plusieurs collecteurs, que le *D. barteri* var. *barteri* se présente d'abord sous l'aspect d'une petite plante délicate, à tiges filiformes, radicantes et microfoliées, avant d'acquérir son état normal. Aussi peut-on lui rapporter le *D. scandens* que GILG avait établi sur une telle forme juvénile. Nous ignorons si ce sont des conditions d'orthotropie ou d'éclairement qui sont nécessaires à la suite du développement. Nous constatons seulement que l'épaississement de la tige et l'agrandissement des feuilles se font lorsque la plante trouve un appui vertical, qui peut être aussi bien un rocher qu'un tronc mort ou vivant, et qu'elle y adhère par ses racines adventives. Alors la tige atteint couramment 2 à 3 m et même jusqu'à 6-8 m. Chez les autres espèces ou variétés il est vraisemblable que la plante est d'abord humifuse avant de se redresser sans le secours d'un tuteur; elle s'enracine alors plus vigoureusement sur les nœuds de courbure, développe de grandes feuilles et peut donner une première floraison à une dizaine de centimètres du sol. Même les plus robustes des spécimens terricoles du *D. barteri* var. *magnifica* passent probablement par ce stade. Par contre, le *D. barteri* var. *escherichii* atteint son état florifère tout en restant étalé et radicant.

Les tiges sont plus ou moins quadrangulaires, ailées ou non, relativement épaisses par leur partie médullaire varient peu de diamètre sur toute leur longueur et développent leurs racines adventives aussi bien sur les entrenœuds que sur les nœuds, Les feuilles sont normalement amples, jusqu'à 22 × 35 cm, longuement pétiolées, parfois inégales sur le même nœud. La nervation est camptodrome : les trois à sept nervures ascendantes (plus une paire submarginale ténue) sont reliées par des transversales nombreuses, parallèles, connectées elles-mêmes par des nervilles perpendiculaires encore bien plus évidentes que le réticulum ultime. Cette nervation peut perdre de sa régularité par réticulation des nervilles connectant les transversales; surtout chez quelques espèces et variétés où ce sont les transversales elles-mêmes qui deviennent plus ou moins sinueuses et amorcent la réticulation. La marge varie de serretée-dentée à entière. Malgré leur valeur secondaire ces deux derniers caractères sont intéressants pour la définition des espèces et variétés.

INFLORESCENCE (Pl. 1). — L'inflorescence est une panicule terminale dont chacun des deux à six nœuds porte, de part et d'autre, de une à trois cymes unipares (*cincinnus*). La cyme peut être sessile ou pédonculée, glomérulée ou scorpioïde, simple ou bifurquée; les fleurs elles-mêmes étant plus ou moins pédicellées. Les rapports de nombre et de dimension entre ces différentes parties varient selon les espèces et variétés. Ainsi, chez le *D. barteri*, la var. *barteri* a une inflorescence multiflore, oblongue, formée de glomérules sessiles ou subsessiles de fleurs pédicellées (Pl. 4), cependant, chez certains spécimens robustes, les glomérules se détendent

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **1, Dicellandra descoingsii** : panicule × 2/3 (*Descoings 6465*); **2, D. barteri** var. **barteri** : cyme contractée (fleurs tombées) × 2/3 (*Hallé & Villiers 4649*), étamines × 6, bouton floral × 2, coupe d'ovaire × 4 (*Hallé & Le Thomas 420*); **3, D. barteri** var. **magnifica** : cyme × 2/3 (*Lecomte 21*), étamines × 4 (*Attims 52*); **4, D. barteri** var. **erecta** : cyme × 2/3, étamines × 4 (*Bos 5516*); **5,** ovaire de **D. barteri** var. **barteri** × 4 (*Hallé & Villiers 4649*); **6-7,** ovaires de **D. barteri** var. **magnifica** × 4 (*Louis 15792*), *Attims 52*; **8,** graine de **D. barteri** × 40 (*Letouzey 7736*).

Source : MNHN, Paris

et montrent leur structure de cyme unipare plus ou moins bifurquée (Pl. 1, *2*); la var. *magnifica* a une inflorescence lâche, étalée, formée de cymes pédonculées nettement scorpioïdes, souvent bifurquées, avec fleurs longuement pédicellées.

Seules les bractées axiales des nœuds inférieurs sont encore phylloïdes, les suivantes sont immédiatement réduites et les bractéoles, aciculaires ou ovales, sont peu visibles. L'inflorescence est donc bien différenciée, particulière au genre par sa forme et sa constitution.

FLEUR (Pl. 1). — La fleur est caractérisée par un calice court et une corolle déjà bien dégagée avant l'anthèse. Le réceptacle est généralement atténué sur le pédicelle, plutôt allongé, arrondi ou vaguement pentagonal, à paroi mince. Les lobes du calice sont peu incisés, largement triangulaires, arrondis ou tronqués, carénés sur le dos. La corolle n'offre aucune particularité : roses, pourpres ou blancs, les pétales sont lancéés [1], largement insérés à la base, aigus à subulés au sommet, glabres.

Les étamines ont normalement deux appendices antérieurs et un postérieur; le dimorphisme en est variable. Chez le *D. barteri* les étamines externes ont une anthère grêle, subulée, qui atteint la base de l'ovaire dans le bouton et prend une courbure caractéristique par son allongement avant l'anthèse; le pédoconnectif est court, les deux appendices antérieurs sont subulés et l'ergot dorsal est aplati; le filet est également grêle et papilleux vers le bas. Les étamines internes ont une anthère plus courte et rectiligne; les appendices sont courts et obtus. Chez le *D. glandulifera* les étamines sont homomorphes, alors que chez *D. descoingsii* les externes sont légèrement différenciées : pédoconnectif court mais précis; appendices antérieurs linéaires-obtus.

L'ovaire, presque aussi haut que le réceptacle chez *D. barteri*, plus court chez les autres espèces, y adhère sur toute sa longueur par les cloisons minces ou lacuneuses des logements staminaux; le vertex en est tronqué, souvent papilleux, et porte une couronne membraneuse, plus ou moins marginale, papillo-glanduleuse. Le style est linéaire, un peu épaissi cependant vers le sommet, et porte souvent des poils tannifères glanduleux vers le bas; le stigmate est punctiforme à subcapité. Les carpelles sont membraneux avec placentas stipités par une lame mince, adhérente sur toute la partie moyenne, ou plus courte, partiellement libre surtout vers le haut; la partie funifère est quelque peu élargie et laciniée, avec des ovules nombreux, comprimés, souvent stériles vers le bas. En conclusion le gynécée est caractérisé par des formes assez longues, par des cloisons d'adhérence aussi hautes que l'ovaire, par la fragilité générale des parois.

1. A la suite de A. I. Baranov, 1965 (Taxon **14** : 63-65), j'ai employé en 1973 (Adansonia **13** : 429-559), le terme «lancéolé» pour désigner le type de feuille dont le plus grand diamètre se situe au milieu avec les deux extrémités symétriquement en coin, et celui de « lancéaté » pour le type dont le plus grand diamètre se situe en dessous du milieu et dont la forme est cependant plus étroite, plus allongée, que la feuille ovale. Toutefois J. Raynal me fait justement remarquer que la transcription française correcte de « lanceatus » est lancéé (fém. : lancéée).

Source : MNHN, Paris

FRUIT. — Ellipsoïde-oblong à globuleux, le fruit reste couronné par le calice. Le sommet de l'ovaire atteint généralement la marge du réceptacle et varie de concave à tronqué ou légèrement convexe et quelque peu bosselé par les loges, selon que la couronne persiste ou disparaît (Pl. 1, *5, 6, 7*).

COURONNE ÉPIGYNE. En effet, bien que de même nature que celle des genres *Amphiblemma, Calvoa,* etc., cette couronne ne présente pas d'accrescence en rapport avec l'extension périphérique des loges. Elle est parfois peu développée à la floraison et n'est plus visible sur le fruit. Ce caractère, typique des *Sonerileæ*, est donc peu prononcé et variable chez les *Dicellandra.*

MARGE DU RÉCEPTABLE. Bien que ce soit un caractère descriptif peu important il est à signaler que la marge du réceptacle s'accroît un peu après la chute des étamines et est toujours bien marquée. Le sommet tronqué de l'ovaire venant s'y appuyer, on a là comme une image d'un fruit inférovarié, tel celui du *Myrianthemum mirabile*, par ex. Toutefois, dans le cas présent, il y aurait incompatibilité avec la position périgyne des étamines dans le bouton.

La déhiscence se fait par rupture des parois, qui sont apparemment hygroscopiques et mucilagineuses, de sorte que les graines sont vraisemblablement dispersées par les pluies.

La graine est obconique, légèrement comprimée, avec un hile punctiforme et un embryon droit; une arille brune, granuleuse, facilement désagrégée à maturité, occupe toute la longueur du raphé; au sommet les téguments forment un rostre divergent.

NOMBRE CHROMOSOMIQUE. — Le *D. barteri*, étudié par FAVARGER, donne $n = 32$ ou 34. Ce nombre se rapproche de celui des *Amphiblemma : A. cymosum* $n = 38$, et des *Calvoa : C. monticola* $n = 27$.

ANATOMIE. — La structure est dermomyélodesme, à savoir qu'il existe du tissu criblé dans la moelle et des cordons vasculaires dans l'écorce; ceux-ci déterminent une ligne saillante, bien visible sur l'angle des tiges.

INDUMENT. — L'indument est très uniforme. A part les soies très courtes et rares que l'on peut observer sur le limbe des feuilles, n'existent que les poils furfuracés courts; les soies brunes sur les tiges et les pétioles; les papilles et poils glanduleux très discrets sur le style, le filet des étamines, le vertex de l'ovaire et sa couronne.

CLASSIFICATION. — Le genre *Dicellandra* a la particularité de réunir quelques caractères considérés comme discordants selon notre actuelle conception des tribus. Sur la base d'une déhiscence irrégulière et de graines cunéiformes, il a été placé parmi les *Dissochæteæ* (ou *Medinilleæ*) par la plupart des auteurs : BENTHAM & HOOKER, TRIANA, COGNIAUX, GILG,

Source : MNHN, Paris

JACQUES-FÉLIX, sauf par VAN TIEGHEM qui le situait parmi les *Osbeckieæ* en raison de sa structure dermomyélodesme.

En réalité, le manque de déhiscence est un caractère négatif qui peut aussi bien concerner des fruits secs que des baies et, dans le cas présent, il ne justifie pas l'attribution du genre *Dicellandra* aux *Dissochæteæ*. Quant à la structure caulinaire c'est bien à peu près le seul caractère qui puisse être invoqué pour un rapprochement avec les *Osbeckieæ*, car les *Dicellandra* s'en éloignent par leur comportement forestier, leur type d'indument, leurs cymes unipares, leur ovaire avec couronne marginale, leurs graines cunéées, etc.

En définitive c'est avec les genres africains de *Sonerileæ*, *Preussiella*, *Amphiblemma*, etc., que les affinités sont les plus étroites. L'argument chromosomique incline aussi dans ce sens, encore que, pour tenir compte de l'identité de structure avec les *Osbeckieæ*, on doive souligner certaines concordances des nombres de base (Cl. FAVARGER)[1].

Il apparaît enfin que le genre ne peut être défini par le dimorphisme staminal de l'espèce-type. Non seulement il y a passage des étamines dimorphes et discolores du *D. barteri* aux étamines homorphes du *D. glanduligera*, en passant par celles, peu dimorphes et concolores, du *D. descoingsii*, mais aussi l'hypothèse de fluctuations intraspécifiques n'est pas à écarter.

La composition du genre est encore assez confuse. MILDBRAED et GILG ont respectivement proposé quelques espèces sur des caractères qui ne semblent plus suffisants avec l'augmentation des récoltes et que nous conservons comme variétés du *D. barteri*. Par ailleurs nous rapportons au *Dicellandra* une espèce que PELLEGRIN avait nommée dans un autre genre et nous en proposons une troisième qui lui est apparentée.

Établi sur la base d'étamines différenciées avec appendices subulés, le complexe du *D. barteri* varie par le port, la forme et la nervation des feuilles, la forme de l'inflorescence. Le type est caractérisé par son port lianescent, ses feuilles serretées, ses inflorescences compactes et copieuses; la var. *erecta* est normalement dressée, ses feuilles sont plus coriaces, à marges entières et la nervation tend à être réticulée; la var. *escherichii* est radicante comme le type, mais elle est plus débile et reste étalée sur le sol, ses feuilles sont nettement cordiformes à marges entières et les inflorescences appauvries; la var. *magnifica* est normalement érigée, robuste, avec des feuilles amples à marges entières, les inflorescences sont lâches.

Le *D. glanduligera* est bien distinct par ses feuilles à nervation réticulée, par son ovaire plus court et surtout par ses étamines homomorphes. Le *D. descoingsii* en est manifestement voisin; il présente cet intérêt d'avoir des étamines externes différenciées dont les appendices sont bien différents de ceux du *D. barteri*. Si la distinction est ainsi bien confirmée entre le complexe *D. barteri*, d'une part, et *D. glandulifera*, *D. descoingsii*, d'autre part, on peut se demander si cette dernière espèce n'est pas qu'une forme hétérostaminée de la précédente. Cependant, quelques autres caractères

1. Nouvelles recherches cytologiques sur les Mélastomatacées. Bull. Soc. bot. suisse 72 : 290-305 (1962).

Source : MNHN, Paris

et la possibilité de leur attribuer respectivement plusieurs récoltes nous conduisent à les distinguer.

En raison des variations staminales, on pourrait tout aussi valablement choisir la nervation des feuilles comme critère des affinités et on aurait alors, d'une part : *D. barteri* et ses variétés *magnifica* et *escherichii*; et, d'autre part : *D. barteri* var. *erecta*, *D. descoingsii*, *D. glanduligera*. C'est dire que notre classification est encore bien incertaine et que des observations sur le terrain restent nécessaires.

HABITAT; CHOROLOGIE (Fig. 2)[1]. — Que les *Dicellandra* soient dressés, étalés, ascendants libres ou appuyés, ce sont toujours des arbris-

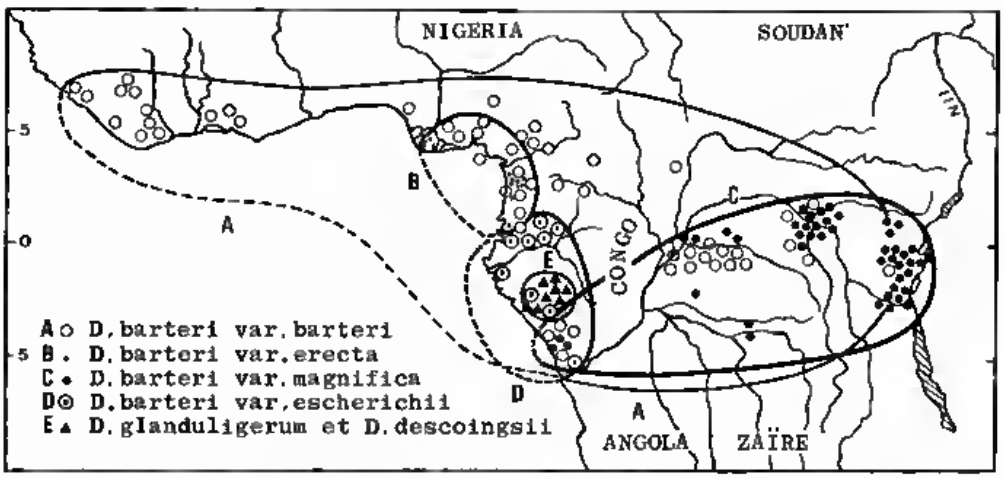


Fig. 2. — Répartition du g. **Dicellandra** : **A**, *D. barteri* var. *barteri*; **B**, var. *erecta*; **C**, var. *magnifica*; **D**, var. *escherichii*; **E**, *D. glanduligera*[2] et *D. descoingsii*.

seaux unicaules et peu compétitifs. Nullement tropophytes et incapables de renouveler d'importantes fractions de leur sympode, comme le font certains *Amphiblemma*, ils exigent un environnement constamment favorable. Le *D. barteri* lui-même n'est pas un épiphyte héliophile, mais une liane épidendre qui recherche les supports nécessaires à sa croissance orthotrope. Ce sont donc des humicoles radicants, peut-être hémisaprophytes, hygro-sciaphiles, dont le comportement désigne l'habitat : sous-bois de la forêt guinéo-congolaise, plus particulièrement les microclairières de chablis, là où les substrats sont riches en humus et l'humidité suffisante toute l'année.

Les deux espèces dont l'endémisme est le plus étroit sont *D. glanduli-*

1. La réalisation de cette carte a été facilitée par les recueils suivants : Bamps, Index des lieux de récolte in Flore du Congo, du Rwanda et du Burundi (1968). — Letouzey, Les Botanistes au Cameroun, Flore du Cameroun 7 (1968). — Raynal, Itinéraires de G. Le Testu au Gabon, Flore du Gabon 14 (1968). Et Wickens m'a communiqué la répartition des spécimens conservés à Kew.

2. Sur la carte, en E, lire *D. glanduligera*.

Source : MNHN, Paris

gera et *D. descoingsii*, connues de quelques stations seulement du bassin de la Ngounié au Gabon. Le *D. barteri* délimite l'extension du genre avec une tendance à la juxtaposition des aires variétales; du moins chaque variété, sauf var. *magnifica*, a une aire cohérente où elle prédomine. Ainsi la var. *erecta* se trouve surtout dans la région de Kribi, au Cameroun, et, probablement aussi, çà et là dans le secteur biafréen; la var. *escherichii* s'étend du sud du Cameroun à l'embouchure du Congo; enfin la var. *magnifica* est presque exclusive du type sur toute la partie orientale du Zaïre jusqu'au Kivu et à l'Uganda, toutefois elle se retrouve au Mayombe.

On voit à cette répartition que c'est la partie occidentale de la Région guinéo-congolaise, le Domaine gabonais en particulier, qui est la plus riche, le *D. barteri* lui-même s'étendant jusqu'au Liberia.

DICELLANDRA Hook. f.

in Benth. & Hook., Gen. Pl. **1** : 757 (1867).

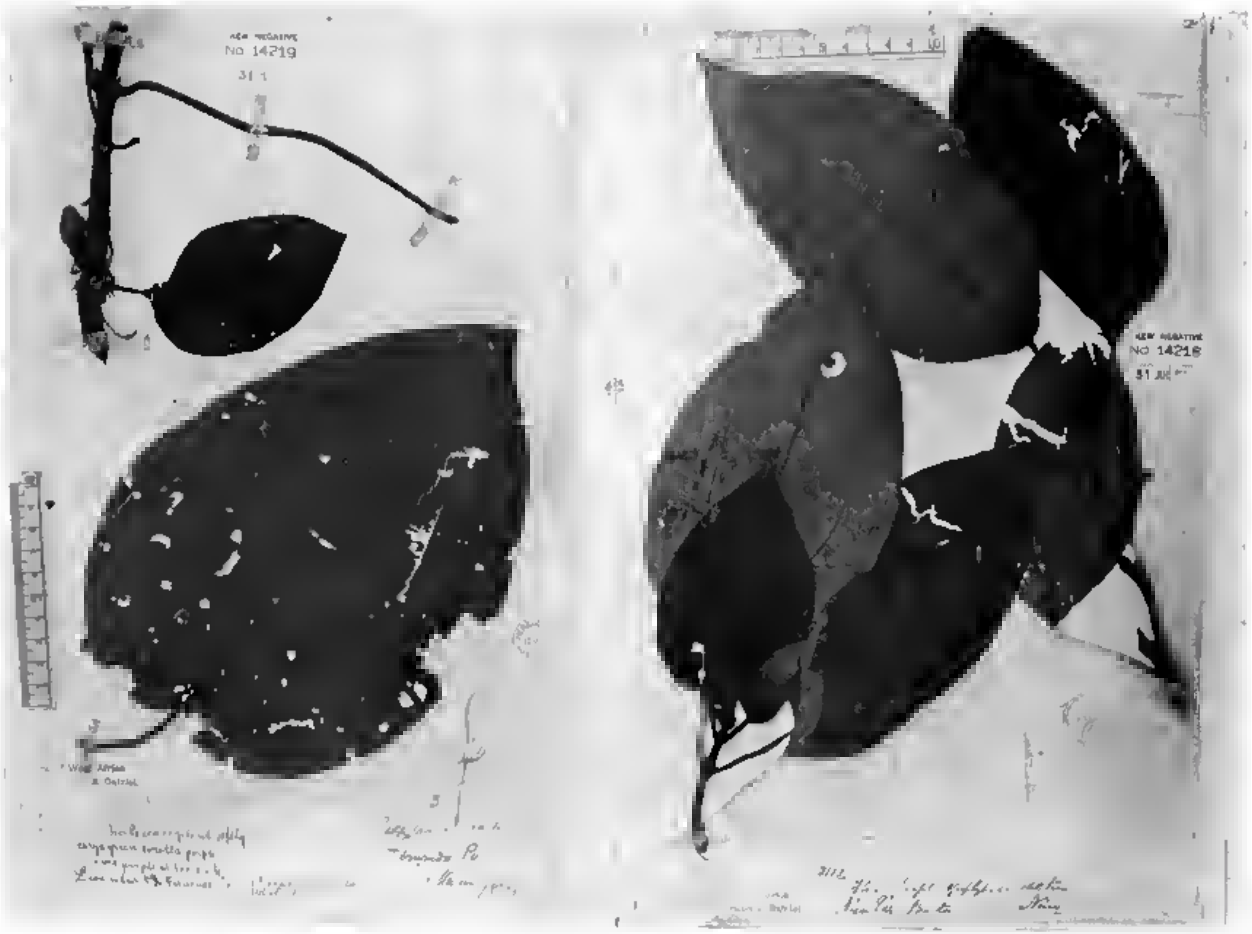
Fl. Trop. Afr. **2** : 459 (1871); Triana, Trans. Linn. Soc. Lond. **28** : 81 (1871); Cogn., Mon. Phan. 7, Melast. : 545 (1891); Krasser, Pflanzenfam. 3, 7 : 179 (1893); Gilg, Mon. Afr. 2, Melast. : 32 (1898); Stapf, Journ. Linn. Soc. bot. **34** : 491 (1900); Gilg, *in* Engler, Pflanzenw. Afr. 3, 2: 759 (1921); Keay, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, **1** : 252 (1954); Jac.-Fél., Icon. Pl. Afr. **3** : *tab. 59* (1955); A. & R. Fern., Conspect. Fl. Angol. **4** : 161 (1970).

CLÉ DES ESPÈCES

1. Étamines dimorphes, discolores; les externes à anthère grêle, incurvée; avec appendices antérieurs aigus-subulés; plantes diversement rampantes, épidendres ou dressées ..... *D. barteri.*
   2. Feuilles grandes, largement ovales à lancéées; au moins une fois et demie plus longues que larges .....
      3. Plantes robustes, souvent radicantes sur les troncs; tige quadrangulaire-ailée; feuilles serretées-dentées; nervures transversales nombreuses, parallèles; inflorescence oblongue, à cymes subsessiles; fleurs pédicellées ..... *D. barteri* var. *barteri.*
      3'. Plantes parfois radicantes à la base puis dressées; tige quadrangulaire non ailée; feuilles entières ou très obscurément dentées .....
         4' Feuilles subcoriaces, en coin ou arrondies à la base; nervation réticulée entre les transversales; cymes glomérulées, celles de la base généralement pédonculées; pédicelles 0,5-1 cm.. *D. barteri* var. *erecta.*
         4'. Feuilles membraneuses, lancéées-cordées; nervures transversales parallèles; cymes pédonculées, lâches, scorpioïdes; fleurs longuement pédicellées ..... *D. barteri* var. *magnifica.*
   2'. Feuilles largement cordiformes, guère plus longues que larges, marges entières; plantes étalées, jusqu'à 1 m de long; panicules longues de 5-6 cm ..... *D. barteri* var. *escherichii.*

1'. Étamines homomorphes, concolores ou, si elles sont dimorphes, les externes ont une anthère droite, des appendices antérieurs linéaires-obtus et la plante n'est pas flanescente; cymes (au moins celles de la base) pédonculées, glomérulées; fleurs subsessiles .....
   5. Étamines homomorphes; plantes débiles, étalées; feuilles elliptiques ... *D. glanduligera.*
   5'. Étamines dimorphes; plantes normalement dressées; feuillles lancéées-ovales à lancéolées-elliptiques ..... *D. descoingsii.*

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Dicellandra barteri** : lectotype (*Mann 3*) à gauche; syntype (*Barter 2113*) à droite.

Source : MNHN, Paris

Dicellandra barteri Hook. f. (Pl. 4).

Fl. Trop. Afr. **2** : 459 (1871); TRIANA, Trans. Linn. Soc. Lond. **28** : 81, *tab. 7, fig. 85b*[1] (1871); COGN., Mon. Phan. **7**, Melast. : 546 (1891); KRASSER, in Pflanzenfam. **3**, 7 : 179, *fig. 77E* (1893); GILG, Mon. Afr. **2**, Melast. : 33 (1898); STAPF, Journ. Linn. Soc. bot. **34** : 491, *tab. 19, fig. 1-10* (1900); GILG, Pflanzenw. Afr. **3**, 2 : 760 (1921); EXELL, Journ. Bot. **67**, Suppl. Polypet. : 182 (1929); KEAY, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, **1** : 252 (1954); JAC.-FÉL., Icon. Pl. Afr. **3** : *tab. 59* (1955); A. & R. FERN., Conspect. Fl. Angol. **4** : 161 (1970).

— *D. barteri* var. *runcinata* DE WILD., Ann. Mus. Congo, ser. 5, **2** : 332 (1908); basé sur *Laurent 776*.

— *Amphiblemma grandifolium* A. CHEV., Expl. bot. Afr. occ. : 276 (1921), *nomen*; HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr., ed. **1**, **1** : 210 (1927); ex HUTCH. & DALZ., Kew Bull. **1928** : 221 (1928), *descr.*; A. CHEV., Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. 2, **4** : 678 (1932); basé sur *Chevalier 19541*.

— *D. scandens* GILG, Pflanzenw. Afr. **3**, 2 : 760 (1921); *in clavi*; in MILDBR, Wiss.. Ergebn. Deutsch. Zentr. Afr. Exped. 1910-11 : 188 (1922), *nomen*; basé sur *Mildbraed 6358* (n.v.).

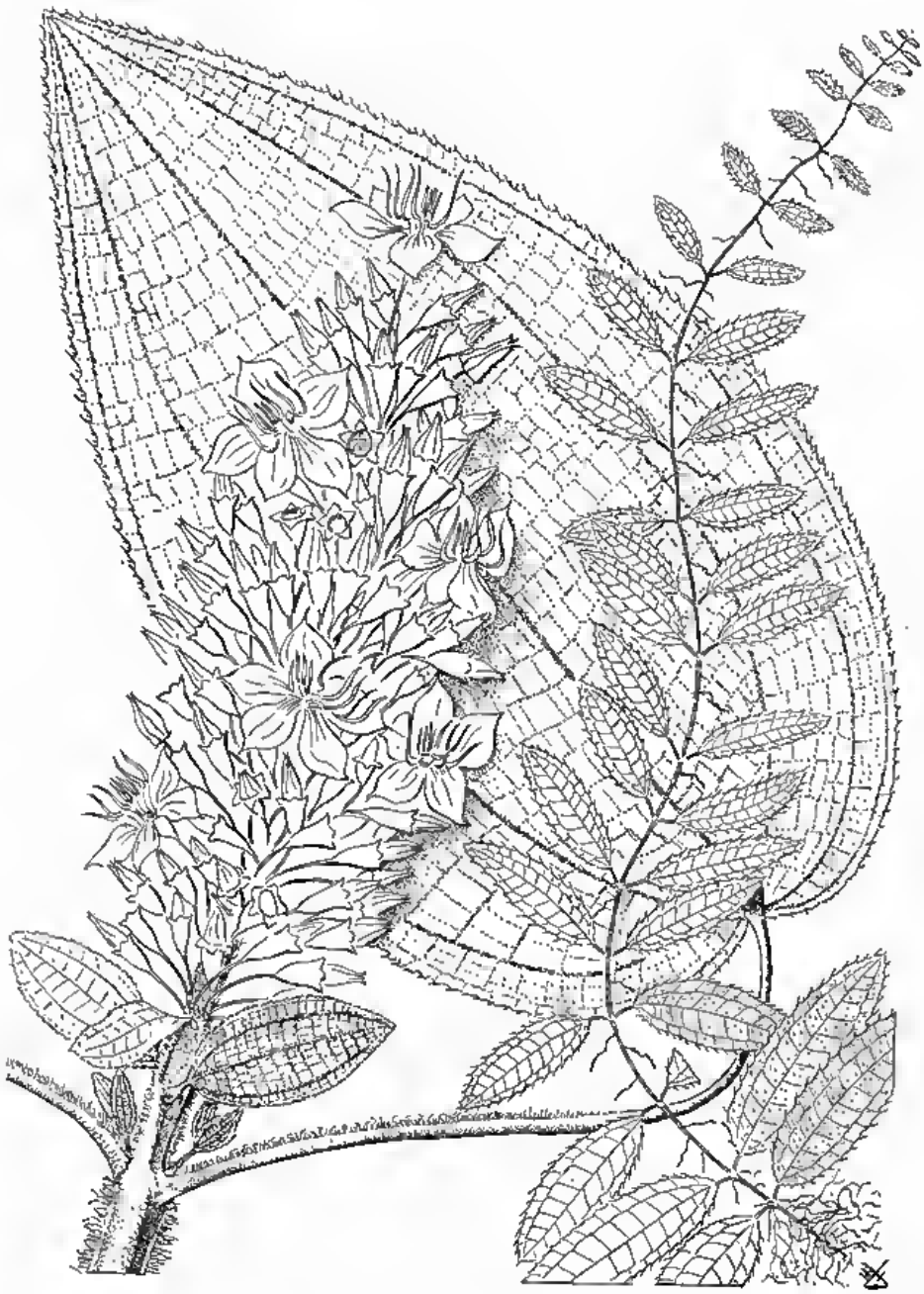
LECTOTYPE : *Mann 3* (holo-, K; iso-, P). Pl. 3, gauche.

La typification du *D. barteri* présente quelques difficultés. Les syntypes *Barter 2113* et *Mann 3*, cités par J. HOOKER, sont assez dissemblables pour que STAPF ait douté de leur identité (*loc. cit.* : p. 492). Et bien qu'il ait considéré *Barter 2113* comme étant le type de principe, il apparaît à l'examen de ses dessins originaux, dont une reproduction avec commentaires m'a été aimablement communiquée par B. VERDCOURT, que les éléments de la description, surtout ceux des étamines dimorphes, ont été principalement empruntés à *Mann 3*. Toutefois le gynécée et les étamines jeunes ont été reproduits d'après *Barter 2113*. La description originale de HOOKER fait également davantage allusion au spécimen de MANN qu'à celui de BARTER, par ex. en ce qui concerne les marges foliaires. Le spécimen *Mann 3* correspond donc mieux à la description et à la forme la plus répandue de l'espèce et nous le choisissons comme type. Quant au *Barter 2113* (Pl. 3, droite), il représente vraisemblablement la var. *erecta* par sa tige plus grêle, moins ailée, ses feuilles cunéées à marges subentières et nervation subréticulée, etc.

Plante robuste, herbacée; terrestre par sa base mais souvent grimpante sur les troncs où sa tige simple peut atteindre de 2 à 3 (6-8) m de hauteur. Tige quadrangulaire, ailée ou angles aigus, jusqu'à 1,5 cm de diamètre; radicante sur toute sa surface; furfuracée à villeuse sur les angles, puis glabrescente. Feuilles amples, membraneuses, longuement pétiolées, généralement inégales sur le même nœud; pétiole robuste, long de 10 à 15 cm, furfuracé à villeux; limbe largement ovale-lancéé à elliptique, de 10 × 20 jusqu'à 22 × 35 cm, arrondi à cordé à la base, largement aigu au sommet; glabrescent ou avec soies très courtes et éparses à la face supérieure, glabre hors des nervures furfuracées à la face inférieure; cinq (sept) nervures

1. Il y a une *fig. 85a* et une *fig. 85b*, alors que la distinction n'existe pas dans la légende (p. 167). Le bouton floral, à calice tronqué de la *fig. 85a* représente probablement *Phæoneuron setosum* (= *Dicellandra setosa*) que HOOKER décrivait à cette même époque.

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — **Dicellandra barteri var. barteri** (*Hallé & Le Thomas 420*) et sa forme juvénile (*Letouzey 9014*). × 2/3.

ascendantes peu visibles du dessus, nervures transversales nombreuses, environ trente et jusqu'à soixante de chaque côté de la médiane, parallèles; nervilles moins prononcées et perpendiculaires aux précédentes; marges serretées-dentées, ciliées.

Source : MNHN, Paris

Inflorescence normalement copieuse, multiflore, jusqu'à 6 cm de diamètre et longue de 12 cm, avec cinq à sept nœuds floriféres, cymes sessiles ou presque, glomérulées, ou parfois structure scorpioïde apparente. Fleur grande, allongée; pédicelle jusqu'à 15 mm; réceptacle atténué à la base, étroitement turbiné, environ 4 × 10 mm, furfuracé. Calice étalé ou non; lobes largement triangulaires — arrondis à tronqués — émarginés, plus larges que hauts, 2,5 × 2 mm, diversement carénés sur le dos. Corolle dégagée du calice bien avant l'anthèse, rose à pourprée; pétales 7 × 15 mm, elliptiques, largement insérés à la base, acuminés-subulés au sommet, glabres. Étamines dimorphes et discolores; les externes roses ou pourpres; anthère de 10 mm, grêle, subulée, incurvée vers le tiers inférieur; pédoconnectif de 1 mm, avec appendices antérieurs subulés-aigus, longs de 2 mm; éperon oblong, 1 mm; filet linéaire, 7 mm, avec quelques poils tanniféres glanduleux vers le bas. Étamines internes á anthère de 5 mm, jaune ou rose, rectiligne, sessile; appendices antérieurs 0,5 mm; éperon 0,5 mm; filet 6 mm, avec poils glanduleux vers le bas. Ovaire tronqué, avec une couronne membraneuse, papilleuse, de développement variable; style 13 mm.

Fruit turbiné, 7 × 12 mm; sommet de l'ovaire au niveau du réceptacle, varie de concave à tronqué ou légèrement convexe selon que la couronne persiste ou non. Graine 0,7-0,8 mm.

Liberia : *Adam 21691, 25149, 25187*, base du Mt Nimba, vers 500-600 m alt., bas-fonds forestiers; épiphytes sur troncs morts (juil., déc.); *Yallah 138*, New Camp (juin). — Côte d'Ivoire : *Bernardi 8460*, Taï (mars); *Chevalier 19541*, entre Fort-Binger et Toula, bassin du Cavally (juil.); *19599*, de Nékaougnié à Grabo; spec. juvénile (juil.); *19710*, Grabo, bassin du Cavally (août); *Leeuwenberg 3940*, 15 km NE Bianouan; liane de 6 m de haut (avr.); *de Wit 7929* (WAG), forêt de Téké, N Abidjan; liane (août). — Nigeria : *Brenan & Onochie 9006*, Benin : Okomu forest; d'abord étalé sur le sol puis grimpant sur les troncs (fév.). — Fernando Po : *Mann 3* (déc.); *Mildbraed 6928* (HBG), Bokoko, 14 km N de Punta de Sagre (oct.). — Cameroun : *Annet 236*, Lolodorf, rochers sous forêt (juin); *Bos 4065* (WAG), de Kribi à Lolodorf; plantes rampantes, délicates, formant un tapis dense sur troncs pourrissants (mars); *5549* (WAG), environs de Kribi, sur tronc pourrissant en petit marécage; grimpe aussi le long des troncs et les feuilles s'agrandissent (oct.); *Breteler 685* (WAG), Doumé, station marécageuse près d'un ruisseau; épiphyte sur arbre à 3 m de haut; les racines aériennes descendent jusqu'au sol humide (nov.); *Jacques-Félix 2460*, Ndiki, en forêt (nov.); *2480*, Ndiki; un peu différent : fleurs plus petites, rameaux glabrescents, feuilles arrondies, marges subentiéres, se rapproche de la var. *erecta* (nov.); *Letouzey 7736* (Coll. Mpom Benoit), 50 km est de Foumban, bord de rivière; 3 m de haut (août); *8146*, Bityé, 40 km ENE de Sangmélima, sur vieille souche en raphiale (oct.); *9014*, région de Kribi; stade juvénile (mars); *9403*, région de Kribi, au N de la Kienké; plante grimpante le long des troncs d'arbres; d'abord avec feuilles petites, puis de plus en plus grandes et floraison seulement en site découvert, sur vieux troncs décapités, par ex. (avr.); *9728*, Iri, région de Bafia, sous-bois de forêt marécageuse avec quelques *Raphia*; épiphyte s'élevant jusqu'à 5-8 m de haut (déc.); *11131*, de Bafang à Yabassi, 12 km NNE de Nkondjok, sous-bois sur sol humide; liane s'élevant en hélice à 2 m de haut (fév.); *Mildbraed 5503* (HBG), Lomié (a. 1911); *8439* (K, n.v.), environs de Bafia vers la Sanaga (a. 1914). — Rép. Centrafricaine : *Tisserant, Boukoko 329*, lieux humides en forêt; grimpant le long des rochers (oct.). — Gabon : *N. Hallé 1830*, à 10 km SW de Njolé; épiphyte sur un tronc abattu, dans un ravin humide; stade juvénile (avr.); *Hallé & Le Thomas 420*, Bélinga; naissant au sol puis grimpante jusqu'à 3 m de haut (août); *N. Hallé & J.-F. Villiers 4649*, Mt Cristal, Chutes de Kinguélé; présente des formes jeunes à toutes petites feuilles, tige grêle, grimpant

Source : MNHN, Paris

le long des arbres avec racines adhésives (janv.). — CONGO : *Sita 2950*, forêt du Mayombe, à 8 km de Mvouti vers Dolisie (oct.); *Thollon 1298*, forêt du Mayombe; liane (nov.). — ZAÏRE : *Bequaert 6535* (BR), Walikale; fl. pourpres (janv.); *Broun s.n.* (BR), entre Bikoro et Mbandaka (1913); *Corbisier 857* (BR), forêt marécageuse entre Wendji et Mbandaka; croît sur les vieilles souches, les racines touchant l'eau (nov.); *Evrard 2928, 3125, 3188* (BR), Befale, forêt rivulaire de l'Ekekeli; herbacée rampante sur un tronc mort, ou grimpante par racines adhésives jusqu'à 2 m de haut (nov., déc., janv.); *4019* (BR), riv. Tshuapa, en face de Boonde; épiphyte (avr.); *5120* (BR), Befale, forêt rivulaire de Maringa; épiphyte (oct.); *5828* (BR), Befale, Mompono; épiphyte (fév.); *Germain 8684, 8687*

Pl. 5. — **Dicellandra barteri var. erecta, type,** *Mildbraed 5839*.

Source : MNHN, Paris

juvénile (BR), Isangi, Yabwesu : route de Yaboseo à Yalisingo; herbe lianiforme atteignant 2 m (mars); *Goossens 5034* (BR), Inongo, (juil.); *Laurent 776* (BR), Eala (juin) *2048* (BR), Ingolo (oct.); *Lebrun 310* (BR), Wendji environs de Mbandaka, forêt primitive; marécageuse; radicante, couchée sur le sol et s'enracinant sur les vieux troncs (mai); *Louis 8961* (BR), Yambao, 25 km NW de Yangambi; forêt primitive marécageuse de la Longe; liane à crampons atteignant 3,50 m de haut sur un tronc (avr.); *14194* (BR), Opala, forêt rivulaire Ilifa, contre un arbre abattu et pourrissant; racines crampons (fév.); *16196* (BR), l'W de Yangambi; sous-bois de forêt primitive marécageuse; herbe lianeuse, sciaphile, grimpant contre un gros tronc moussu (oct.); *Seret 930* (BR), Mosole, forêt humide (août); *de Wenckel 23* (BR), Bokondji; liane herbeuse, émettant beaucoup de racines adventives; monte jusqu'en haut des grands arbres (avr.). — ANGOLA : *Gossweiler 7641* (COI!), Cabinda, Mayombe (déc.).

OBSERVATIONS. — Comme on le voit aux notes des collecteurs cette plante ne fleurit que lorsqu'elle est appuyée verticalement à un support; on voit aussi qu'elle affectionne les troncs pourrissants dont elle est peut-être capable d'assimiler les matériaux en voie de dégradation. Nous citons ici les spécimens juvéniles de Bos, dont les indications de récolte laissent à croire qu'ils ne se rapportent pas à ses spec. de la var. *erecta*.

Dicellandra barteri var. **erecta** (Mildbr.) Jac.-Fél., *var. nov.*

— *D. erecta* MILDBR. in Wiss. Ergebn. Deutsch Zentr. Exped. 1910-1911, **2** : 98 (1922), *nomen nudum.*

A varietate typica, caule erecto, glabrescenti; foliis integris, nervulis subreticulatis; floribus brevipedicellatis, differt.

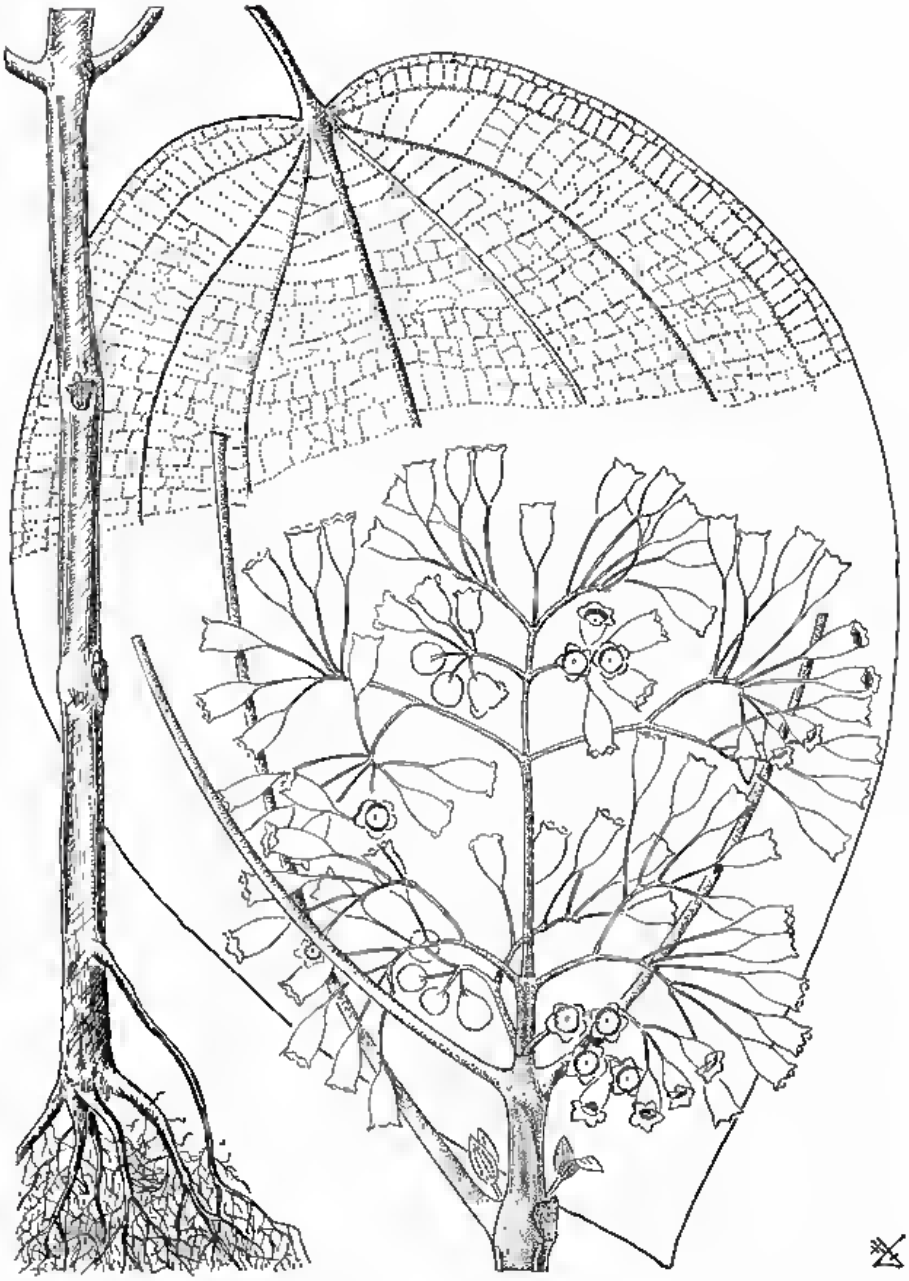
TYPE : *Mildbraed 5839* (holo-, HBG!). Pl. 5.

Plante ascendante, jusqu'à 0,60 m de haut; tige quadrangulaire non ailée, glabrescente. Feuille à pétiole robuste, long de 10 cm, furfuracé; limbe largement elliptique, 10-12 × 16-20 cm, en coin ou arrondi à la base, obscurément acuminé au sommet; brillant à la face supérieure, glabre ou très obscurément furfuracé, glabre à la face inférieure hors les nervures furfuracées; 5 (7) nervures ascendantes, peu visibles du dessus, nervures transversales espacées (20-22 de chaque côté de la médiane) guère plus saillantes que les nervilles tertiaires réticulées; marges entières ou éparsément denticulées par quelques cils.

Panicule longue de 7 cm environ, furfuracée, environ trois paires de cymes sessiles ou portées par des pédoncules robustes, parfois deux cymes par aisselle, l'une sessile, l'autre pédonculée; cymes glomérulées, 8-10 fleurs à pédicelle robuste de 0,5-1 cm. Fleur un peu plus petite que dans le type. Grandes étamines à anthère de 5 mm, appendices antérieurs très aigus, de 2 mm; ergot 0,8 mm; filet 5-6 mm. Petites étamines à anthère de 3,5 mm; filet 4 mm.

CAMEROUN : *Bos 3427* (WAG), environs de Kribi, réserve de Kienké; herbe traînante avec tiges prostrées radicantes, puis ascendantes (déc.); *5062* (WAG), environs de Kribi, marécages sur la route d'Ebolowa; herbe subligneuse, haute de 0,60 m (juil.); *5516*

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — **Dicellandra barteri** var. **magnifica** : base de la tige, feuille et panicule × 2/3 (*Louis 15792*).

(WAG), environs de Kribi, réserve de Kienké; herbe succulente, dressée, haute de 0,50 m (oct.); *Dinklage 851* (HBG), Grand Batanga (déc.); *Leeuwenberg 5589* (WAG), 60 km S Edéa; herbe décombante (avril); *Letouzey 9472*, colline Nkolkaye, près Mbanga, à 81 km de Kribi sur la route d'Ebolowa; 0,50 m de haut, fleurs rose foncé (avr.); *Mildbraed 5839* (HBG), 50 km E Kribi (1911); *de Wilde 2920* (WAG), 10 km N Kribi, forêt littorale (août). — GABON : *Chevalier 26902*, Ahiémé sur la riv. Komo (oct.).

Source : MNHN, Paris

Observations. — Bien que très proche du type par ses caractères staminaux, cette variété mérite d'être distinguée, d'autant qu'elle se rapproche du *D. descoingsii*, par son port dressé, ses feuilles réticulinerviées à marges entières et ses fleurs plus brachymorphes.

Dicellandra barteri var. **magnifica** (Mildbr.) Jac.-Fél., *comb. nov.* (Pl. 6).

— *D. magnifica* Mildbr. in Wiss Ergebn. Deutsch Exped. Zentr. Afr. Exped. 1907-1908, **2** : 586 (1913).

Type : *Mildbraed 3131* (n.v.).

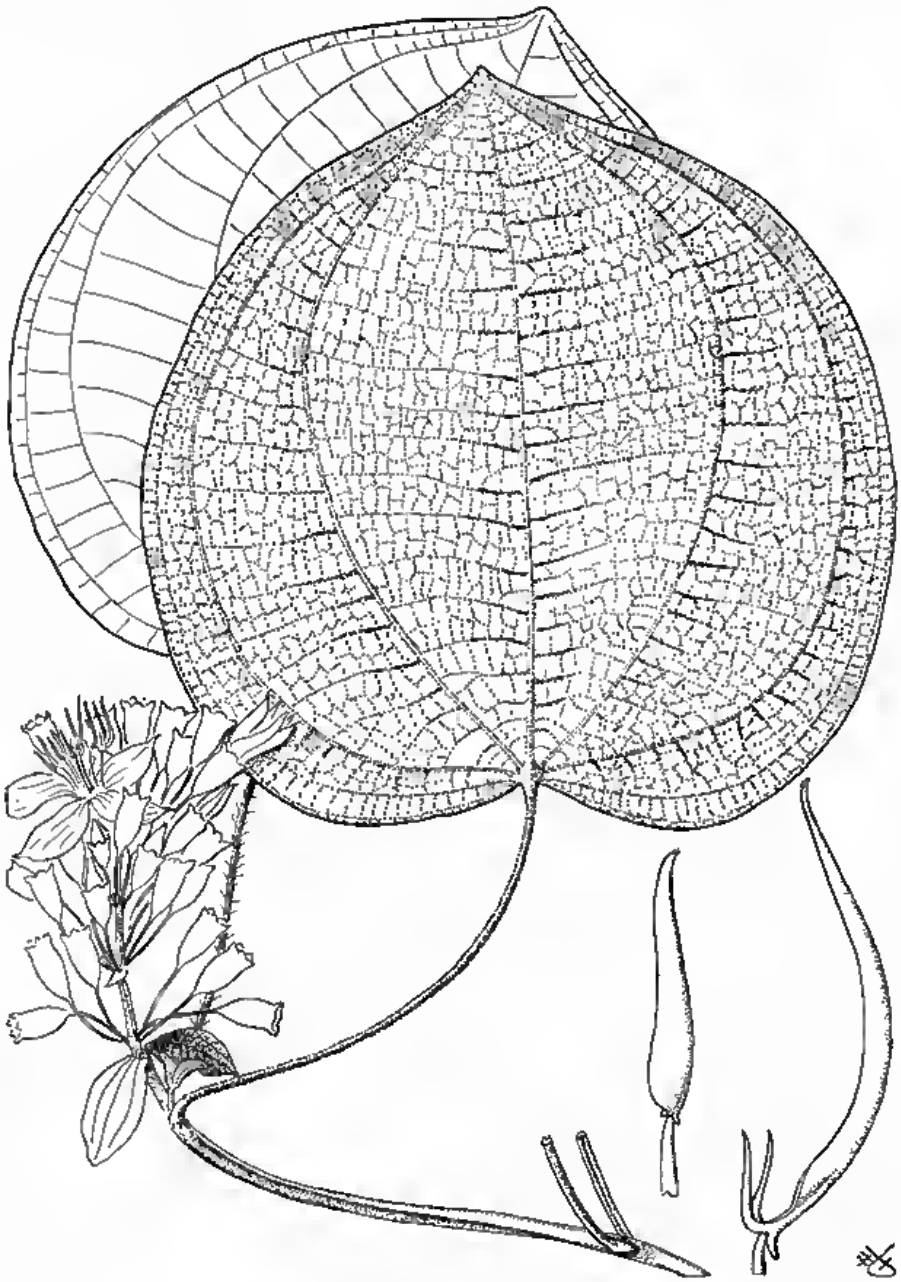
Arbrisseau dressé, de 0,40 à 1 m, parfois jusqu'à 2 m, rarement procombant puis ascendant; terricole ou occasionnellement épiphyte; tige robuste, glabrescente, quadrangulaire, finalement subarrondie mais les faisceaux corticaux toujours bien saillants. Feuilles amples, membraneuses; pétiole robuste, long de 5 à 13 cm. Limbe jusqu'à 13-22 × 20-35 cm, largement lancéé, cordé à la base, aigu à largement acuminé au sommet; glabrescent sur les deux faces hors les nervures furfuracées à la face inférieure; 5-7 (9) nervures ascendantes, nervures transversales nombreuses, parallèles, nervilles tertiaires perpendiculaires aux précédentes; marges entières ou très obscurément denticulées par excurrence des nervilles.

Panicule lâche, étalée, jusqu'à 12 × 12 cm, formée de quatre à six nœuds florifères. Cymes à pédoncule grêle, souvent bifurquées; nettement scorpioïdes avec fleurs bien espacées et longuement pédicellées (10-18 mm). Fleurs souvent blanches, parfois roses, rarement pourpres; mêmes caractères que le type mais généralement un peu plus petites : réceptacle 3 × 8 mm; grandes anthères 5-8 mm; petites anthères 3,5-5 mm. Fruit 7 × 10 mm.

Zaïre : *Babault 719*, Kivu : Buloho, Mwendula, en forêt (oct.); *723*, Kivu : Mwahi, forêt (oct.); *831*, Kivu : Rugongo (mars); *Bequaert 1743* (BR), Avakubi, forêt ombragée; fl. rouges (janv.); *2528* (BR), Penghe, bords de l'Ituri; fl. pourpres (fév.); *6456* (BR), Masisi-Walikale, forêt vierge; fl. blanches (janv.); *Bruneel 40* (BR), Lokelenge (1906); *Christiaensen 1069* (BR), Kivu : Kalehe, riv. Fulonko, 850 m alt.; arbuste de 2 m de haut, fl. rose mauve (sept.); *1769* (BR), Epulu, riv. Gerenge, 750 m alt.; herbe de 0,60 m de haut, fl. roses (juin); *1867* (BR), Kivu-Kalehe; 0,80 m de haut (nov.); *1929* (BR), Kivu-Walikale; herbe rampante, jusqu'à 1 m de long (déc.); *Claessens 284* (BR), Kole (oct.); *913* (BR), Kola Ke-Kombe (janv.); *Flamigni 160* (BR), Bena Dibele (août); *Gentil* (BR), Lomami-Lualaba (31 janv. 1903); *Germain 40* (BR), route de Weko-Bengamissa, sources de la Lusambia; herbe pélo-sciaphile, occasionnellement épiphyte vers 1,50 m de haut (déc.); *8243* (BR), Yangambi; pl. herbacée, 0,40 m de haut, tige charnue, procombante à la base, s'enracinant aux nœuds (août); *Gutzwiler 1751* (BR), Kalehe; suffrutex 0,50 m de haut (avr.); *2096* (BR), Kalehe; herbe de 1,50 m de haut (sept.); *2696* (BR), Walikale; suffrutex 0,60 m de haut (mai); *Laurent 1907, 1924* (BR), Eala, lieux humides (juin); *Lebrun 5205* (BR), Kivu : entre Masiri et Walikale, 800-1 000 m alt.; 0,30 m de haut, fl. blanches (mars); *2591* (BR), Urega, Maniema, 1 200 m alt.; 0,60 m de haut, fl. roses (juin); *6272* (BR), Lodja; herbe presque acaule (oct.); *A. Léonard 225* (BR), Yangambi; 0,60 m de haut, fl. rouges (janv.); *1529* (BR), Walikale, Kembo, 950 m alt. 1 m de haut (nov.); *1790* (BR), Walikale, Kabunga; rampante, fl. roses (nov.); *5940* (BR), Shabunda; 0,60 m de haut (août); *Louis 3941, 4195, 5988, 6168, 6494, 9967, 10534, 13048, 15792* (BR), Yangambi et environs; arbrisseaux dressés de 0,20 à 1 m de haut

Source : MNHN, Paris

(mai, juin, juil., août, sept., nov.); *Pierlot 1196* (BR), Kalehe, route de Kavumu à Walikale; suffrutex de 1 m, terricole ou sur troncs pourris (déc.); *Troupin 2970, 9187, 9342, 11396* (BR), Walikale; de 0,40 à 0,80 m de haut, fl. blanches ou roses (janv., sept., nov., déc.); *de Wilde 379, 384*, Kivu; fl. blanches (sept.). — Congo : *Attims 52*, Mayombe, col du Bamba; plante herbacée de 0,50 m de haut, fl. violettes (janv.); *Lecomte 21*, Mayombe, bords de la Ngoma (déc.); *Sita 2951bis*, Mayombe, Masséka à 8 km de Mvouti vers Dolisie; fl. blanchâtres (oct.); *3129*, Mayombe, Makaba; spec. insuffisant (juin).



Pl. 7. — **Dicellandra barteri** var. **escherichii** : sommité fleurie × 2/3, étamines × 6 (*Hallé 2206*).

Source : MNHN, Paris

Observations. — Cette variété se distingue du type par son port dressé, ses feuilles entières, ses inflorescences lâches. On a d'autres exemples de *taxa* dont les fragments d'aires se situent au Kivou et au Mayombe. D'ailleurs la variété existe aussi dans la partie orientale de la cuvette congolaise en mélange avec le type, dans la région de Yangambi, par ex.

Dicellandra barteri var. **escherichii** (Gilg) Jac.-Fél., *comb. nov.* (Pl. 7).

— *D. escherichii* Gilg, Pflanzenw. Afr. 3, 2 : 760 (1921), *in clavi.*

A varietate typica, caule prostato; foliis subcircularis, integris; floribus minoribus, differt.

Néotype : *N. Hallé & J.-F. Villiers 2206* (P).

Gilg ne cite pas le type, probablement récolté par G. Escherich sur le Haut-Mouni (région d'Oyem), mais les quelques caractères qu'il indique nous semblent suffisants pour situer ce taxon et en garder le nom à titre de variété.

Plante rampante, souvent hirsute, parfois jusqu'à 1 m de long; tige normalement simple, quadrangulaire-aiguë à subailée, radicante sur et hors des nœuds, hérissée de soies brunes surtout sur les angles, rarement glabrescente. Feuilles parfois inégales sur le même nœud; pétiole grêle, long de 6 à 10 (15) cm, souvent hérissé de soies flexueuses fauves. Limbe largement cordiforme, jusqu'à 14 × 16 cm, nettement cordé à la base, brièvement acuminé au sommet; glabrescent sur les deux faces; 5 à 7 (9) nervures ascendantes peu visibles du dessus, modérément saillantes et furfuracées en dessous, nervures transversales parallèles, plus saillantes que le réseau tertiaire; marges entières, glabres ou avec quelques cils et poils submarginaux courts.

Panicule 10-30-flore, jusqu'à 5-6 cm de long, avec trois à six paires de cymes sessiles; fleurs glomérulées, à pédicelle grêle de 10-15 mm. Fleur un peu plus petite que dans le type; fruit 4-5 × 8-10 mm.

Gabon : *Farron 7403*, région d'Omboué, Koumouloundou; liane trainant à terre, fl. roses (juin); *N. Hallé 2134, 2206*, Abanga chantier, forêt près de rivière; environ 1 m de long, couchée (juin); *N. Hallé & J.-F. Villiers 4707, 4724*, Mt Cristal, 6 km S d'Assok; plante basse près de rivière (janv.); *5108*, Mt Cristal : Mt Méla; plus ou moins rampante, fl. roses (fév.); *Le Testu 5221*, Ngounié, de Mouila à Kembélé; rampante, fl. violettes (fév.); *5241*, Ngounié, entre Ounzenzi et Nzabi (fév.); *Périquet 31*, route d'Assobunkoro à Nkassia (fév.). — Zaïre : *Flamigni 10169* (BR), Mayombe : Soumbi; jolie plante des endroits marécageux; fl. violettes (mai).

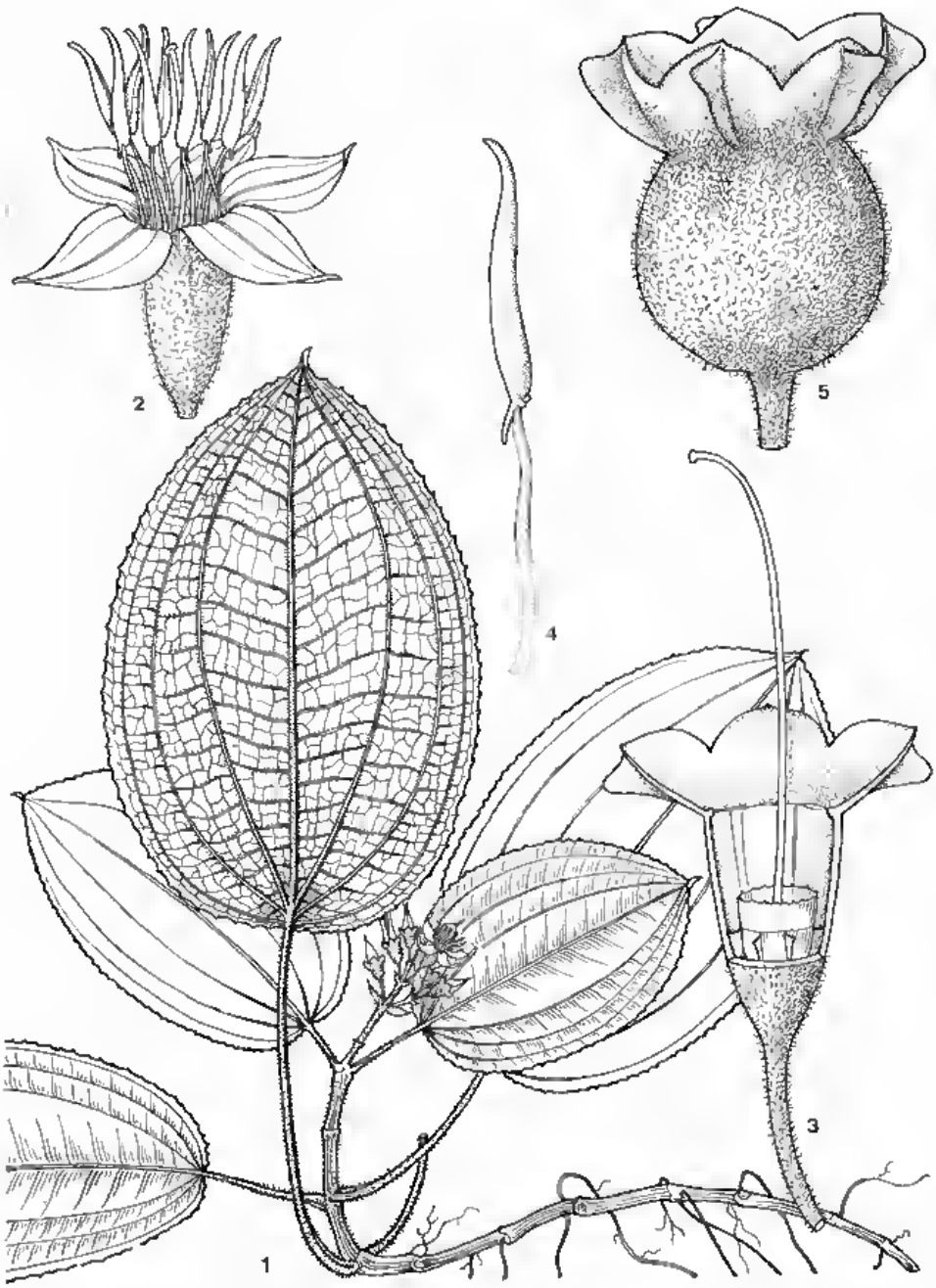
Observations. — Ces plantes se réfèrent étroitement au type et on pourrait les considérer comme de simples formes récoltées à terre si leurs feuilles n'étaient pas différentes. De plus elles sont particulières au Domaine gabonais.

Source : MNHN, Paris

Dicellandra glanduligera (Pell.) Jac.-Fél., *comb. nov.* (Pl. 8).

— *Petalonema glanduligerum* Pellegr., Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. **30** : 326 (1924).
— *Neopetalonema glanduligerum* (Pellegr.) Jac.-Fél., Icon. Pl. Afr. **3** : *tab. 60* (1955).

Type : *Le Testu 2192* (holo-, P!).



Pl. 8. — **Dicellandra glanduligera** : **1**, plante entière × 2/3; **2**, fleur × 6; **3**, gynécée en coupe partielle × 6; **4**, étamine × 6; **5**, fruit × 6 (*Le Testu 2192*). Del. : Mme R. Loaëc.

Source : MNHN, Paris

Plante basse, furfuracée sur ses parties jeunes; tige simple, jusqu'à 0,20-0,30 m, à entrenœuds courts, d'abord couchée, radicante, puis dressée, quadrangulaire. Feuille à pétiole de 6-10 cm, furfuracé à hirsute vers le sommet. Limbe jusqu'à 10 × 18 cm, elliptique-oblong à elliptique-lancéé, arrondi ou étroitement cordé à la base, brusquement et brièvement acuminé au sommet; légèrement bullé avec quelques rares poils courts à la face supérieure, furfuracé sur les nervures à la face inférieure; 3-5 (7) nervures ascendantes saillantes en dessous, nervures transversales sensiblement parallèles mais guère plus saillantes que les nervilles tertiaires réticulées; marges serrulées-ciliées.

Panicule oblongue, 4 cm environ, 10-20-flore, avec trois à quatre paires de cymes brièvement mais nettement pédonculées; fleurs glomérulées à pédicelle de 2 à 4 mm. Fleur étroitement campanulée; réceptacle obconique, 3 × 5 mm, furfuracé; calice étalé, 2,5 mm de haut, à lobes sépalaires largement triangulaires-arrondis, nettement carénés sur le dos. Corolle pourpre ou rose; pétales épais, triangulaires, longs de 10 mm, largement insérés à la base, acuminés-subulés au sommet. Étamines homomorphes mais légèrement inégales : anthère 5 mm, linéaire, atténuée au sommet, sessile; connectif avec deux tubercules antérieurs et un ergot dorsal linéaire; filet 5 mm. Ovaire profondément inclus dans le tube, puis atteignant les deux-tiers dans le fruit; adhérent sur presque toute sa longueur par les cloisons; vertex tronqué, papilleux, avec une couronne marginale membraneuse, ciliée-glanduleuse, 0,8-1 mm de haut; style linéaire, 10 mm; stigmate finement capité; placentas étroitement stipités.

Fruit (immature) 5 mm de diamètre, globuleux, couronné par le calice persistant; sommet de l'ovaire concave ou tronqué avec bourrelet marginal. Graines papilleuses.

GABON : *Le Testu 2192*, Ngounié : près des chutes de la Waka (nov.); *5710*, *5722*, Ngounié : région de Mimongo et bords de la Dipira, affluent de l'Ikoy (nov.).

Dicellandra descoingsii Jac.-Fél., *sp. nov.* (Pl. 9).

A D. glanduligeræ *staminibus dimorphis, differt; a* D. barteri, *caule erecto; foliis ellipticis, integris, reticulinervis; appendicibus pedoconnectivi linearibus obtusis, differt.*

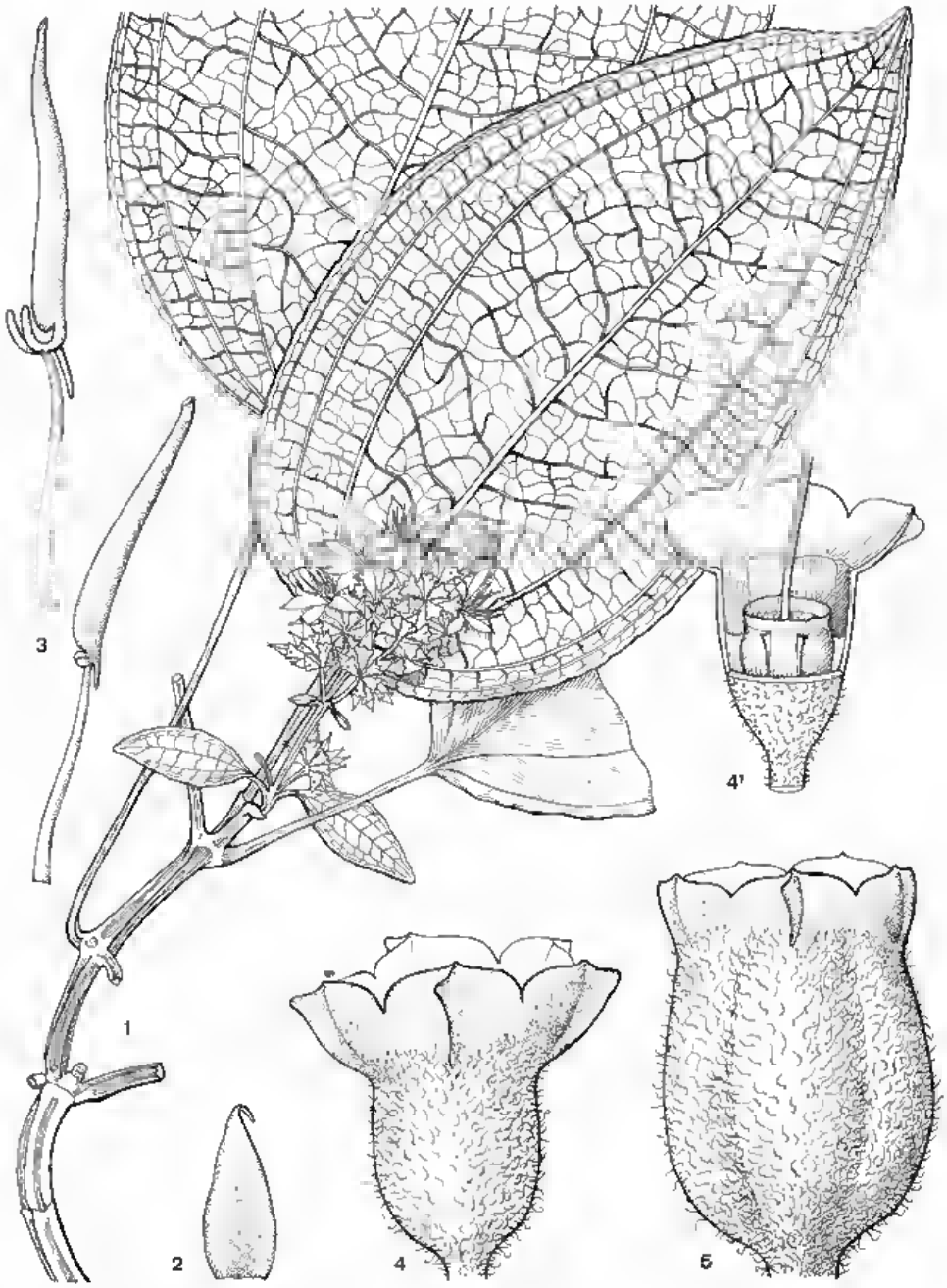
Arbuscula simplex, sympodialis, 0,40-1 m alta; ramis quadrangularibus, primo furfuraceis, demum glabratis. Folia petiolo usque 10 cm longo, furfuraceo. Lamina elliptica vel lanceata, usque 11 × 19 cm; supra glabrescens, subtus nervis furfuraceis; 3 (5) nervis, nervulis reticulatis; marginibus integris.

Panicula 5-6 cm longa, 6-8 cymis; cymae pedunculatae, 8-12 floribus glomeratis, subsessilibus. Flos ovo-campanulatus; receptaculum 3 × 4 mm, furfuraceum; lobi calycis late rotundi, valde carinati. Corolla alba vel rosea; petalis triangularis, acuminato-subulatis. Stamina majora, anthera 6 mm longa; pedoconnectivo 0,5-1 mm longo, antice producto 2 appendicibus linearibus obtusis, 1-1,2 mm longis, postice calcari 1 mm longo; filamento 5-5,5 mm longo. Stamina minora, anthera 4,5-5 mm longa; connectivo antice bituberculato, postice calcarato; filamento 4-4,5 mm longo. Ovarium valde inclusum, vertice corona marginali, undulata, glabra. Stylus linearis, 10 mm longus; stigmate vix capitati.

Fructus (adulescens) 5,5 × 10 mm, oblongus, calyce coronatus; ovario receptaculum subaequanti.

TYPE : *Descoings 6465* (holo-, P).

Source : MNHN, Paris



Pl. 9. — **Dicellandra descoingsii** : **1**, sommité fleurie × 2/3; **2**, pétale × 2; **3**, étamines × 6; **4** & **4'**, gynécée entier et en coupe partielle × 6 (*Descoings 6465*); **5**, fruit × 6 (*Le Testu 5782*). Del. : Mme R. Loaëc.

Arbrisseau ascendant ou dressé, sympodial, non ramifié, haut de 0,40 à 0,60 m, parfois jusqu'à 1 m; d'abord furfuracé puis glabrescent; tige quadrangulaire à obscurément ailée, jusqu'à 0,5 cm de diamètre; radicante

Source : MNHN, Paris

à la base sur et entre les nœuds. Feuilles pétiolées, elliptiques; pétiole robuste, jusqu'à 10 cm de long, étroitement canaliculé au-dessus, furfuracé; limbe jusqu'à 11 × 19 cm, arrondi ou en coin à la base, aigu ou obscurément acuminé au sommet; glabrescent à la face supérieure ou avec quelques poils courts, dressés, très dispersés; glabre à la face inférieure en dehors des nervures furfuracées; 3 (5) nervures ascendantes peu visibles du dessus, modérément saillantes en dessous, nervures transversales sinueuses et guère plus saillantes que les nervilles tertiaires réticulées; marges entières.

Panicule longue de 5 à 6 cm, furfuracée; avec trois à quatre paires de cymes à pédoncule grêle, arrondi, long de 0,5 à 1 cm; cymes de huit à douze fleurs glomérulées, d'abord subsessiles puis à pédicelle de 2 mm. Fleur ovo-campanulée; réceptacle ovoïde-oblong, 3 × 4 mm, brusquement arrondi sur le pédicelle, densément furfuracé. Calice un peu étalé, haut de 2 mm, lobes sépalaires peu incisés, largement arrondis et apiculés par la carène dorsale, charnus. Corolle blanche ou rose; pétales 4 × 10 mm, triangulaires, largement insérés à la base, acuminés subulés au sommet. Étamines externes à anthère de 4,5-5 mm, droite, atténuée au sommet; pédoconnectif 0,5-1 mm, prolongé en avant par deux appendices linéaires, obtus, dressés, longs de 1 à 1,2 mm, pourvu en arrière d'un ergot linéaire de 1 mm; filet 5-5,5 mm. Étamines internes à anthère de 4,5-5 mm, droite, atténuée au sommet; connectif avec deux tubercules antérieurs et un ergot de 0,5 mm; filet de 4-4,5 mm. Ovaire adhérent par les cloisons jusqu'aux deux-tiers du réceptacle, surmonté d'une couronne marginale ondulée, glabre. Style linéaire, long de 10 mm; stigmate finement capité.

Fruit (immature) oblong, couronné par le calice persistant, 5,5 × 10 mm; couronne épigyne atrophiée. Graines mûres non connues.

Gabon : *Descoings 6465*, vallée de la Ngounié, environs de Ndendé (déc.); *Le Testu 2163*, bassin de la Ngounié, Ghenzambwé; fl. blanches (oct.); *5594*, Haute Ngounié, Mt Doumayi entre Ipoungou et Kembélé; fl. blanches (oct.); *5711*, Haute Ngounié, Mimongo; plus d'1 m de haut, devient presque frutescent, fl. blanches (nov.); *5782*, Haute Ngounié, Etoughi (Noumbo); parmi les souches pourries et les feuilles mortes; fl. roses; feuilles coriaces (nov.).

Observations. — Il se peut que l'hétéromorphie des étamines soit variable et alors les différences avec *D. glanduligera* seraient faibles. Cependant *D. descoingsii* semble beaucoup plus robuste. Le Testu a récolté sciemment les deux plantes le même jour sous deux numéros différents : *5710* pour le *D. glanduligera* et *5711* pour le *D. descoingsii* en précisant « plus d'1 m de haut, devient presque frutescent ».

Laboratoire de Phanérogamie,
Museum, Paris.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) : 99-101, 1974.

UNE NOUVELLE ESPÈCE D'*ALOE* (LILIACÉES) DE MADAGASCAR

par J.-J. LAVRANOS

RÉSUMÉ : Description d'une nouvelle espèce d'*Aloe*, découverte sur les quartzites dans la région des plateaux de Madagascar et dédiée à M. Georges CREMERS, membre du Laboratoire de Botanique au Centre de l'ORSTOM, à Tananarive.

SUMMARY: Description of a new species of *Aloe*, discovered on quartzite summits of the central plateau of Madagascar and named in honor of Mr. G. CREMERS. The new species is found to be nearest allied to *A. itremensis* Reynolds from which it differs mainly in size and vegetative characters.

Aloe cremersii Lavranos, *sp. nov.*

Affinis A. itremensi *Reynolds sed planta valde majore, habitu caulescente, foliis fere flaccidis, lineolatis ab illam differt.*

Plantae solitariæ, cauli ad 50 cm longo, erecto; foliis ad 30, rosulatis, læte viridibus, lineolatis, fere flaccidis, immaculatis, usque ad 60 cm longis et basi ad 55 mm latis, apice acuto recurvatis, subtus leviter convexis, superne planis vel paulo concavis, marginibus dentatis, dentibus parvis, 2 mm longis, albescentibus vel pallide brunneis, inter se 5-12 mm distantibus; inflorescentiis erectis, usque ad 3-ramosis, ad 1,50 m altis; racemis subdense florentibus, fere cylindraceis; bracteis sterilibus fere numerosis, floralibus anguste lanceolatis, ad 7 mm longis, basi 2 mm latis; pedicellis roseis vel rubris, 7 mm longis; perigoniis clavatis cylindricis, basi stipitatis-obconicis, rubris, 18-20 mm longis, basi (supra ovarium) 3 mm et orem versus 5 mm latis, segmentibus externis fere a basi liberis, trinerviis, apice albescentibus, interioribus liberis, apice brunescentibus; filamentibus applanatis, pallide flavis, antheris pænae exsertis; stylo tereti, stigmati semper incluso; ovario flavo-viridi, 3 mm longo, ca. 1,5 mm diam., apice truncato; fructus 20 mm longi et 6 mm diam.

TYPE : *Lavranos & Cremers 9565* (= *Cremers 2048*) sommet de quartzites au P.K. 45, route d'Ivato à Ambatofinandrana (lat. appr. 20° 33′ S, long. 46° 54′ E), province de Fianarantsoa, Madagascar (holo-, P!).

Plantes solitaires, ne formant ni rejets, ni branches; tige grêle, dressée, atteignant 50 cm de haut; feuilles jusqu'à 30, en rosette, assez charnues, un peu flaccides, engainantes à la base, ascendantes à étalées, leur sommet aigu souvent recourbé, atteignant 60 cm de long et 55 mm de large à la base, leur face supérieure plane vers la base, légèrement concave vers le haut, vert vif souvent teinté de rougeâtre, sans taches mais distinctement linéolée, la face inférieure convexe, semblable à la supérieure; rebords munis d'aiguil-

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — Aloe cremersii Lavranos : à gauche, un pied fleuri; à droite, inflorescence (photos G. Cremers).

Source : MNHN, Paris

lons peu durs, blanchâtres ou brun pâle, longs de 2 mm et distants de 5 à 12 mm; inflorescences à 2-3 ramifications, atteignant 1,50 m de haut; grappe florale cylindrique assez densément fleurie; bractées stériles (assez nombreuses) et florales étroitement lancéolées, aiguës, longues de 7 mm, larges de 2 mm, scarieuses; pédicelles roses ou rouges, longs de 7 mm; périanthes rouges, longs de 18-20 mm, stipités, obconiques à la base, larges d'environ 3 mm au niveau de l'ovaire et de 5 mm vers le sommet ouvert, cylindrique-claviformes, leurs segments externes libres jusqu'à 2 mm de la base, à 3 nervures rouges et à sommet blanchâtre, les internes libres, blanchâtres à nervures médianes rouges à sommet brun; filets filiforme-comprimés, jaunes, à anthères très légèrement exsertes; style filiforme à stigmate non exsert; ovaire vert-jaunâtre, long de 3 mm, large de 1,5 mm, à sommet tronqué; fruit déhiscent, long de 20 mm et large de 6 mm.

Autre matériel : *Lavranos & Cremers 9490*, sommet du mont Ibity.

A. cremersii semble se rapprocher de l'*A. itremensis* Reynolds, qui habite les sommets quartzitiques du Massif de l'Itremo à l'Ouest d'Ambatofinandrahana, tant par la forme de ses fleurs que par son port isolé, mais en diffère sensiblement par la taille et par la texture de ses feuilles ainsi que par la surface linéolée de ces dernières. Ces deux espèces n'ont été rencontrées que sur des quartzites en des endroits élevés et souvent enveloppés de nuages, mais leurs aires de répartition respectives ne semblent pas se superposer. Notre nouvelle espèce ne semble pas avoir d'affinité, hors celle mentionnée plus haut, avec d'autres espèces d'*Aloe*, tant malgaches qu'africaines.

Aloe cremersii, espèce bien distincte, est nommé en l'honneur de M. Georges Cremers, qui fut le premier à en trouver des plants et à exprimer l'opinion qu'il s'agirait éventuellement d'une espèce non décrite. Des exemplaires ramenés à Tsimbazaza y fleurirent durant l'hiver de 1972.

Nous saisissons la présente occasion pour remercier M. le Directeur du Conseil de Recherches scientifiques de la République malgache, le Service des Forêts et M. Andriamanpianina de nous avoir accordé la permission d'entreprendre des recherches botaniques en République malgache et de visiter des réserves naturelles. Nous exprimons notre gratitude à M. le Directeur et à nos Collègues du Centre de Tananarive de l'O.R.S.T.O.M. dont nous avons apprécié l'aide, sans laquelle nos deux voyages dans la Grande Ile n'auraient pu être réalisés.

Johannesburg

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) : 103-106, 1974.

TRIUMFETTA CLAUDINÆ J.-G. ADAM, NOUVELLE ESPÈCE D'AFRIQUE OCCIDENTALE

par J.-G. ADAM

Nous avons recueilli le 12 novembre 1965, près du village de Falaba, district de Kabala, dans le nord de la Sierra-Leone vers 11° 15′ W. et 10° 45′ N., dans des accumulations terreuses noirâtres et acides d'une dalle granitique située à proximité du rest-house, un *Triumfetta* que nous ne pouvions placer dans la clé de la Flora of West tropical Africa et que nous n'avions pu nommer.

En consultant ce genre dans l'herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Laboratoire de Phanérogamie), nous avons trouvé un spécimen du Cameroun (*Jacques-Félix 8402* du 30 septembre 1967) recueilli à Poli, sur la pente sud du Hosséré Godé, très similaire au nôtre. JACQUES-FÉLIX notait que cet exemplaire avait des affinités avec *T. trichocarpa* Hochst. d'Abyssinie, mais qu'il en différait par sa pilosité, par la longueur des pédoncules et les soies des capsules non crochues.

En outre, les caractères floraux sont différents : chez *T. trichocarpa*, les sépales sont filiformes au lieu d'être longuement triangulaires et dépassent de plus de moitié la longueur des pétales qui sont ovales chez *T. trichocarpa* et lancéolés chez *T. claudinæ*. Les filets des étamines sont courts chez *T. trichocarpa* et très longs chez *T. claudinæ*. Il y a généralement 10 étamines chez *T. trichocarpa* alors qu'il n'y en a que 7 chez *T. claudinæ*.

Un autre spécimen à maturité, non identifié, *D. J. Hambler 734*, récolté au Nigeria le 11 novembre 1959 à Okekpologon par 7° 54′ N et 3° 30′ E (= *Keay FHI 22652*) est identique à notre échantillon de Sierra-Leone.

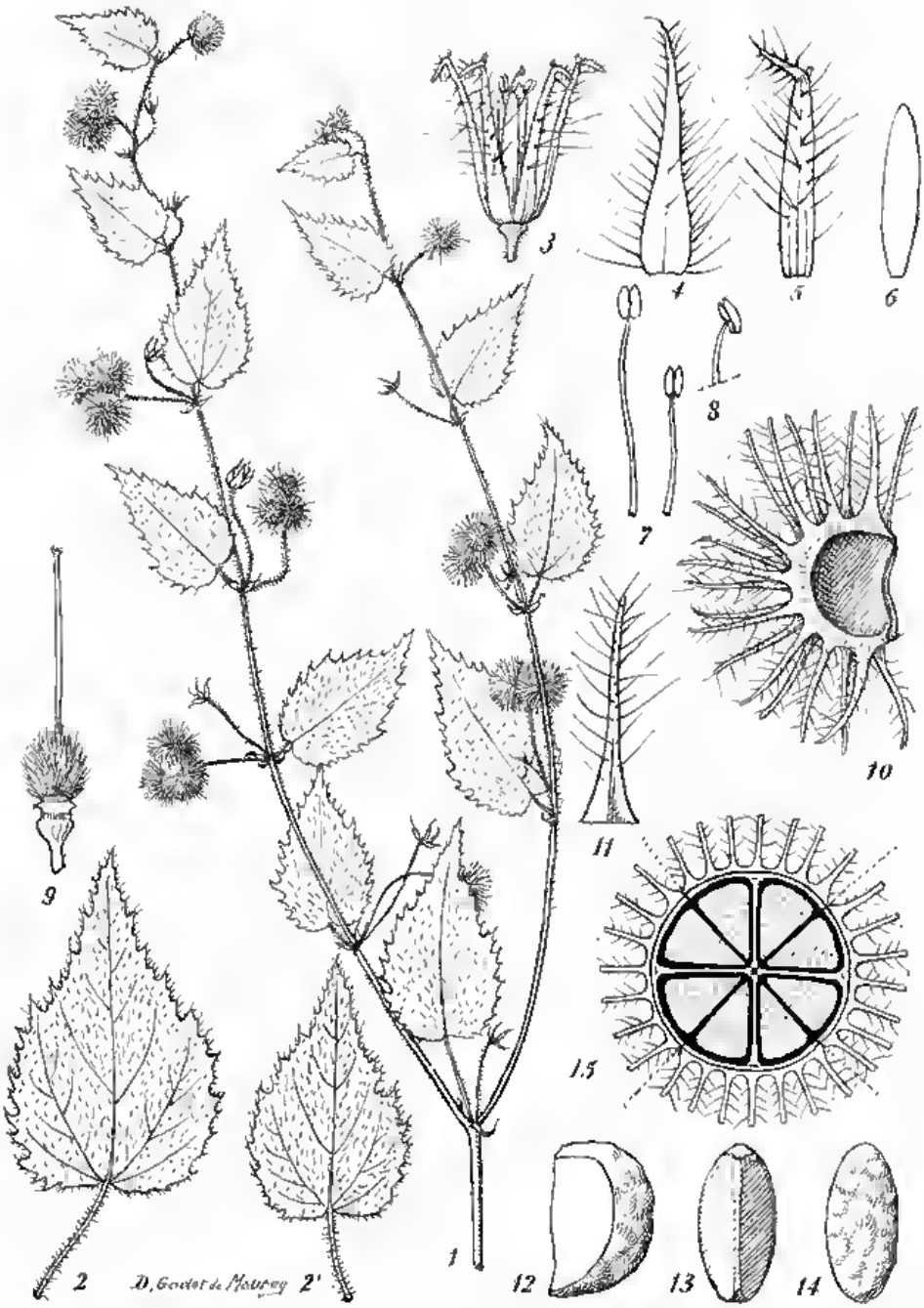
D'autres spécimens de la République Centrafricaine sont plus proches de *T. trichocarpa* que de *T. claudinæ*. Les infrutescences sont sessiles ou subsessiles. Aussi nous ne les avons pas inclus avec les échantillons de Sierra-Leone, du Nigeria et du Cameroun.

Triumfetta claudinæ J.-G. Adam, *sp. nov.*

Herba annua, 1,25 m alta, ramis hirsutis. Folia membranacea utrinque hirsuta, apice acuminata, basi rotundata vel cordata, petiolo hirsuto pilis simplicibus vel stellatis.

1. Cette espèce est dédiée à Mme ADAM Marie-Claudine.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Triumfetta claudinæ** J. G. Adam : **1**, rameau fructifère × 2/3; **2** et **2'**, feuilles de la base × 2/3; **3**, fleur × 4; **4**, bractée × 6; **5**, sépale × 6; **6**, pétale × 6; **7**, étamines; **8**, étamines vue de profil; **9**, ovaire et style × 6; **10**, fragment de la capsule × 4; **11**, poil de la capsule × 9; **12, 13, 14**, graine vue de côté ventralement et dorsalement × 4; **15**, coupe transversale du fruit (1, 2, 10-15 : *Adam 21917*; 3-9 : *Jacques-Félix 8407*).

Source : MNHN, Paris

Flores flavidi glomerati, bracteis triangularibus, sepalis lanceolatis hirsutis; stamina 7-8, 3,5 mm longa; stylus apice haud incrassatus; ovarium hirsutum.

Capsulæ 1 cm latæ, spinis basi dilatatis donatæ, erectis et hirsutis; loculæ 4 in quibus 2 semina ovata, brunnea, haud nitentia lateraliter complanata, facie dorsali leviter reticulata.

TYPE : *J.-G. Adam 21917*, Sierra Leone, village de Falaba à 300 m d'altitude, floraison, maturation et maturité en novembre (holo-, P.).

Annuelle ramifiée, dressée, lignifiée, de 1,25 m de hauteur; tiges cylindriques densément poilues-hirsutes, poils étalés de 2 mm ou plus de longueur, plus ou moins tuberculés à la base.

Feuilles dentées, alternes, éparsément hirsutes sur les deux faces, poils simples ou étoilés, limbe ovale, longuement et régulièrement acuminé au sommet, arrondi ou cordé à la base avec 2 paires de nervures basilaires et 2-3 paires de latérales très proéminentes sur les deux faces, nervures tertiaires et nervilles très proéminentes à la face inférieure, non visibles à la face supérieure; il a environ 6 cm de longueur sur 3,5 cm de largeur (souvent moins) avec un pétiole hirsute de plus de 2 cm.

Glomérules de quelques fleurs (généralement 3) jaunâtres à l'extrémité d'un pédoncule grêle hirsute de 1-2 cm de longueur, bractées lancéolées, longuement et régulièrement acuminées, de 5 mm de longueur, ciliées sur les bords, sépales longuement lancéolés, aussi ciliés-hirsutes sur les bords, de 5 mm de longueur; pétales glabres, hyalins, lancéolés, de 3 mm de longueur; généralement 7 étamines de 3,5 mm de longueur, ovaire hirsute, poils cressés, style filiforme non épaissi au sommet.

Capsules de 1-1,5 cm de diamètre, couvertes d'épines élargies et souvent tuberculées à la base, hirsutes; 4 loges contenant chacune 2 graines ovales, de 2,3 mm de longueur, glabres, brun-mat, aplaties sur les faces latérales, légèrement réticulées dorsalement.

PARATYPES : Nigeria : *D. J. Hambler 734*; Cameroun : *Jacques-Félix 8402* (P.).

Cette espèce pourrait être intercalée de la manière suivante dans la Flora of West Tropical Africa :

Sepals not lepidote
  Prickles of the ovary and fruit terminating in a simple straight or curved but not hooked spine
    Prickles slender, dilated only at the base
      Leaves membranaceous ..... *T. claudinæ.*
      Leaves not membranaceous ..... *T. tomentosa.*

HABITAT :

Ce *Triumfetta* est, en Sierra Leone, situé dans la zone climatique et phytogéographique soudanienne.

Nous l'avons recueilli sur une dalle granitique à plages stériles entrecoupées d'accumulations terreuses et de fissures qui sont colonisées par ce *Triumfetta* et des espèces banales telles : *Æolanthus pubescens*, *Borreria scabra*, *Buchnera leptostachya*, *Bulbostylis congolensis*, *Canscora decussata*,

Source : MNHN, Paris

Dissotis brazzæ, Dissotis senegambiensis, Djaloniella ypilostyla, Hypoestes cancellata, Indigofera capitata, Indigofera paniculata, Ipomœa eriocarpa, Lactuca capensis, Loudetiopsis tristachyoides, Monechma depauperatum, Pandiaka heudelotii, Sopubia parviflora, Sopubia ramosa, Tephrosia nana.

Elles ne sont pas exclusives de ce type de station puisque la plupart s'installent dans les savanes environnantes au sol profond. Elles sont peu exigeantes sur la quantité de sol meuble et résistent à une grande sécheresse interpluie et insolation prolongée (sauf *Djaloniella* et *Loudetiopsis* qui ne s'éloignent pas des affleurements rocheux et des carapaces ferrugineuses).

Dès que l'on quitte la dalle et ses plages terreuses, la savane arborée pyrophile à grandes Graminées et nombreuses autres familles plus ou moins herbacées est partout. Les grands arbres de 10-14 m sont surtout : *Afrormosia laxiflora, Bauhinia thonningii, Cussonia barteri, Daniellia oliveri, Erythrina senegalensis, Markhamia tomentosa, Ostryoderris stuhlmannii, Parkia biglobosa, Prosopis africana, Pterocarpus erinaceus, Terminalia glaucescens.*

Des arbustes de 4-5 m de hauteur : *Annona senegalensis, Hymenocardia acida, Nauclea latifolia, Phyllanthus discoideus, Pteleopsis suberosa.*

Le tapis herbacé est représenté par de grandes Graminées de 2-4 m de hauteur : *Andropogon tectorum, Chasmopodium caudatum, Danthoniopsis chevalieri, Hyparrhenia diplandra, Rottboellia exaltata, Schizachyrium platyphyllum*; ou de plus petites : *Andropogon pseudapricus, Panicum griffonii, Panicum prœaltum, Pennisetum subangustum, Schizachyrium brevifolium.*

Des familles diverses accompagnent les Graminées, suffrutescentes ou herbacées dont voici quelques espèces : *Adenostemma perrottetii, Alysicarpus rugosus, Aspilia africana, Aspilia rudis, Centratherum angustifolium, Chlorix pycnothrix* (petite graminée), *Cyclocarpa stellaris, Desmodium hirtum, Gutenbergia nigritana, Hibiscus asper, Indigofera dendroides, Ipomœa argentaurata, Lippia multiflora, Melastomastrum capitatum, Pseudarthria faginea, Sida rhombifolia,* des *Cyanotis, Commelina* non identifiés...

Il serait intéressant de connaître avec quelles autres plantes croît ce *Triumfetta* qui semble assez rare, au Nigeria et au Cameroun. C'est pour cela que nous avons nommé quelques espèces qui sont localisées dans la même station et aux alentours immédiats de la dalle granitique où elle s'est développée abondamment.

Ces espèces sont d'ailleurs banales sauf *Djaloniella* (Gentianacées).

Laboratoire de Phanérogamie,
Museum, Paris.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) : 107-109, 1974.

ESPÈCES ET COMBINAISONS NOUVELLES D'APOCYNACÉES MALGACHES. — V

par F. MARKGRAF

RÉSUMÉ : Dans quatre notes précédentes, ont été énumérées les espèces et combinaisons nouvelles d'Apocynacées; la présente note termine la révision de cette famille pour Madagascar. Elle a trait au genre *Cabucala*.

SUMMARY: In four preceding notes, the new species and combinations of *Apocynaceæ* have been enumerated; by the present note the revision of this family for Madagascar is completed. It concerns the genus *Cabucala*.

Dans quatre notes précédentes (1) ont été énumérées les espèces, variétés et combinaisons nouvelles reconnues au cours de la révision de la famille des Apocynacées pour la « Flore de Madagascar et des Comores » que nous avait demandée le regretté professeur HUMBERT.

Il faut y ajouter la description du genre nouveau *Capuronetta* Markgraf (2) et l'attribution au genre *Gonioma* E. Meyer d'une espèce malgache (3).

La présente note termine cette révision. Elle se borne à décrire une espèce et une variété nouvelles du genre *Cabucala* Pichon.

Dans la dernière récapitulation qu'il a publiée (4), le professeur HUMBERT attribuait à la famille « une vingtaine de genres, dont 5 endémiques et plus de 100 espèces presque toutes endémiques ».

Au terme de cette révision sont dénombrés 23 genres, dont 10 endémiques et 146 espèces, dont 140 endémiques.

Cabucala oblongo-ovata Markgraf, *sp. nov.*

Frutex. Folia persistentia, glabra, opposita, suprema sæpissime 3-verticillata. Petiolus 1-1,5 mm longus, limbus oblongo-ovalis, basi cuneatus, apice in acumen 0,6-1 cm longum desinens, 4,5-7 × 1,5-3 cm; nervi laterales vix distincti, 8-9 paria, 4 mm inter se distantes. Inflorescentiæ terminales, glabræ, uni-, rarius trifloræ. Pedunculus nullus, pecidelli 10-15 mm longi. Calycis lobi glabri, acuti, 1,5-0,6 mm. Corollæ luteæ, in fauce pilosæ tubus 15-18 × 1 mm, lobi lineares, 6-8 × 1 mm, in alabastro modice contorti. Stamina infra faucem inserta, antheræ 1,4 mm longæ. Ovarium glabrum, conicum, 2,5 mm altum, 0,8 mm latum, e 2 carpellis separatis compositum, pluriovulatum. Mericarpia torulosa, articuli usque ad 15, contigui, 4 mm crassi (immaturi).

TYPE : *Debray 1256*, Vohipeno, endroits humides, fl. 11.12.69 (holo-, P).

Source : MNHN, Paris

MADAGASCAR, domaine de l'Est, forêt ombrophile : Ambodimangavolo, district de Vavatenina, fl., 4.2.58, *RN 9481 ;* Tamatave, fl., 21.1.57, *RN 8882 ;* fr., 17.6.50, *RN 2617 ;* Anosibe (Moramanga), fl., 6.1.51, *SF 2201 ;* Mananjary, zone côtière, fl., mars-avril 1909, *Geay 7722 ;* Boma, district de Farafangana, bord de rivière, fr., 21.6.51, *81 R 146 ;* Station forestière de Manombo, entre Farafangana et Vangaindrano, *Boiteau 2119.*

Noms vernaculaires : *tomgoborona* (Tamatave); *tandrokosy* (Farafangana).

Usages : feuilles contre les maladies hépatiques (Farafangana).

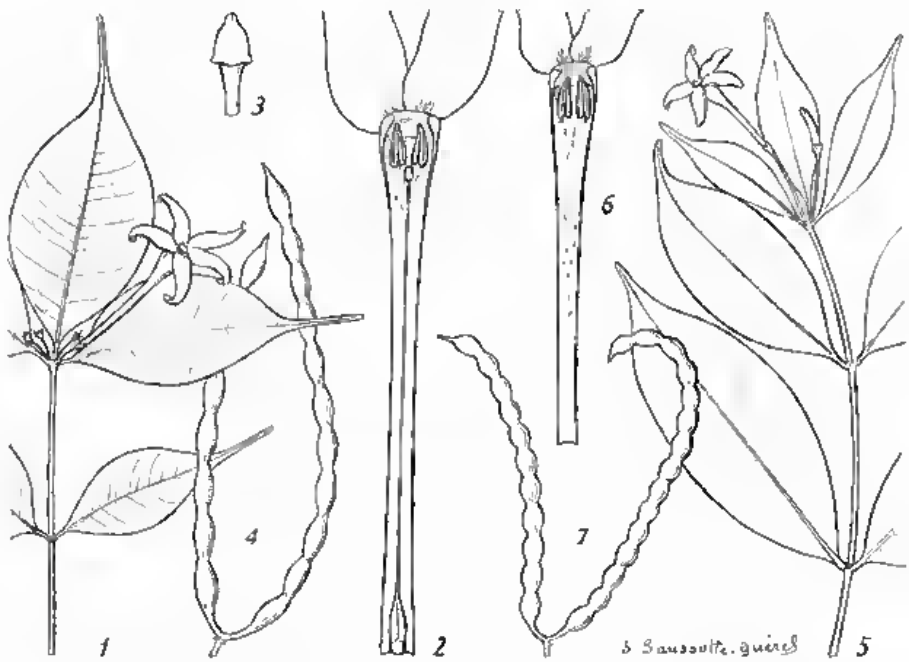


Fig. 1. — **Cabucala caudata** Markgraf : **1,** rameau fleuri (*Debray 5330*) × 2/3; **2,** fragment de corolle (*Capuron 23701*) × 3; **3,** clavoncule × 10; **4,** fruit × 2/3. — **Cabucala oblongo-ovata** Markgraf : **5,** rameau fleuri (*Capuron 9481*) × 2/3; **6,** fragment de corolle (*SF 2201*) × 3; **7,** fruit × 2/3.

Cette espèce se distingue de *C. caudata* Markgraf par ses feuilles plus grandes : 4,5-7 × 1,5-3 cm (contre 3-4 × 2-2,5 cm), graduellement rétrécies en bec au sommet (celles de *C. caudata* sont brusquement rétrécies et plus longuement acuminées); sans nervures interstitielles entre les nervures secondaires. Les pédicelles floraux sont longs de 10-15 mm (contre 4 mm). Le tube de la corolle atteint 15-18 mm de long (contre 12 mm). La figure 1 précise ces différences.

Elle se distingue de *C. erythrocarpa* (Vatke) Markgraf par ses feuilles plus épaisses, plus coriaces, jamais arrondies à la base, plus régulièrement bien que brièvement pétiolées; pétiole de 1-1,5 mm (contre 0-3 mm); ses pédicelles floraux plus courts; 10-15 mm (contre 17-20 mm); ses inflorescences souvent réduites à une seule fleur; ses fruits à articles contigus, non

Source : MNHN, Paris

toruleux à l'état jeune (alors que ceux de *C. erythrocarpa* ont des articles très bien séparés et des méricarpes toruleux même à l'état très jeune).

Cabucala macrophylla Pichon var. **macrophylla.**

Limbe des feuilles elliptique-oblong ou ové-oblong, obtus.

var. **oxyphylla** Markgraf, *var. nov.*

Limbus foliorum ovato-acutus, id est marginibus antice rectis non acuminatis, sed ipso apice obtusus, saepe subobliquus.

TYPE : *Humbert 5774*, Manatantely (holo-, **P**).

MADAGASCAR-EST : Sendrisoa, *RN 3492;* entre Vondrozo et Ivohibe, *Decary 5407;* Fort-Dauphin, *Decary 10599;* Vatambe, *Decary 10635;* Ebakika, *Capuron 38342;* Station S.E.M. de Lakandava, ouest de Mandena, *Debray 1752.*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. MARKGRAF F. — Adansonia, ser. 2, **10** : 23-33 (1970); **10** : 511-513 (1970); **12** : 217-222 (1972); **12** : 585-591 (1972).
2. — *Capuronetta*, genre nouveau d'Apocynacées malgaches. Adansonia, ser. 2, **12** : 61-64 (1972).
3. MARKGRAF F. & BOITEAU P. — Apocynacées; une espèce malgache du genre monotypique sud-africain *Gonioma*. Adansonia, ser. 2, **12** : 223-229 (1972).
4. HUMBERT H. — Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. Mémoires Institut scientifique Madagascar, ser. B, **9** : 170 (1959).

Universität, ZÜRICH.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser.2, **14** (1) : 111-137, 1974.

L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES ET L'ARBRE DE LONGUEUR MINIMUM; EXEMPLES D'APPLICATION

par J.-P. BRIANE, J.-J. LAZARE, G. ROUX et C. SASTRE[1]

SUMMARY: Two numerical methods have been applied in examples of phytosociological and taxonomic studies. Those are the correspondance factor analysis and the minimum spanning tree used complementarily. The first method uses the metric of χ^2 whose interest lies in the simultaneous representation of objects and variables in the same diagram. The second is a classification method whose result is a tree which summarizes the relations between objects.

The relationships between the genus *Sauvagesia* (Ochnaceæ) and other genera closely related taxonomically is given as an example of application in taxonomy.

In the phytosociology exemple, both methods are applied in the study of *Festucetum halleri* in Southern Alps. Problems of duplication of the units are discussed.

***

Bien que différant par leurs objectifs, phytosociologie et taxonomie sont non seulement scientifiquement complémentaires mais aussi très comparables par les méthodes utilisées. En particulier, toutes deux doivent affronter le même problème : la classification d'objets (relevés du phytosociologue, *taxa* du taxonomiste) en fonction de variables (listes floristiques du phytosociologue, caractères du taxonomiste).

Depuis longtemps, des techniques numériques simples (métroglyphes, analyses de CZEKANOWSKI, dendrogrammes, etc.) ont été utilisées par les phytosociologues et les taxonomistes. Ces méthodes sont parfois imprécises, voire entachées d'arbitraire.

L'emploi d'ordinateurs puissants permet aujourd'hui d'envisager l'utilisation de méthodes plus efficaces telles que l'analyse multivariable et les algorithmes de classification automatique.

En outre, l'augmentation des performances des ordinateurs permet de traiter des données de plus en plus nombreuses.

Deux des méthodes essayées nous ont donné particulièrement satis-

1. J.-P. BRIANE, J.-J. LAZARE, G. ROUX : Laboratoire de Taxonomie végétale expérimentale et numérique de l'Université de Paris-Sud (Centre d'Orsay) associé au C.N.R.S.

C. SASTRE : Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Source : MNHN, Paris

faction : l'analyse factorielle des correspondances (B. CORDIER, 1965) utilisée conjointement avec l'arbre de longueur minimum (J.-G. GOWER et G.-J.-S. ROSS, 1969). Nous allons décrire ces deux techniques et en donner des applications.

Les recherches ont été effectuées au Laboratoire de Taxonomie végétale expérimentale et numérique[1] (Université Paris-XI) en collaboration avec le Laboratoire de Statistique Mathématique (Université Paris-VII). L'ordinateur utilisé est l'UNIVAC 1108 du Centre de calcul de l'Université Paris-XI.

I. — DESCRIPTION DES MÉTHODES [2]

INTRODUCTION

Étant donné un tableau à double entrée dont chaque ligne correspond à un objet (relevé, taxon) et chaque colonne à une variable (espèce, caractère), on cherche à classer les objets en fonction d'affinités à partir des variables; ce tableau constitue la matrice de données.

Géométriquement chaque objet peut se représenter par un point d'un espace à m dimensions noté R^m (m = nombre de variables).

Pour comparer les objets entre eux, il est nécessaire de se donner une mesure des ressemblances en fonction des variables, aussi on fait choix d'une métrique euclidienne permettant de calculer les distances entre les points de R^m, et en particulier entre les différents points-objets. De façon pratique, plus la distance qui sépare deux points-objets est courte, plus les objets qu'ils représentent sont ressemblants.

L'ANALYSE FACTORIELLE

Dans R^m, l'ensemble des points-objets forme un nuage présentant des directions d'allongement privilégiées; l'analyse factorielle a pour but de déterminer ces directions. Dans un espace euclidien, la projection orthogonale d'un segment de droite sur un axe donné est plus courte que le segment lui-même (fig. 1).

Donc, si on projette le nuage de points-objets sur un axe, on obtient une représentation unidimensionnelle dont le principal effet est de réduire en général les distances entre points-objets projetés.

De plus, la disposition relative des points-objets projetés ne respecte plus les degrés de ressemblance des objets qu'ils représentent ex. fig. 2.,

En conséquence, il faut trouver l'axe de projection déformant le moins possible le nuage initial; ce sera celui qui rend maximum le moment d'inertie du nuage par rapport à cet axe.

Ce critère est, à quelques variantes près, la moyenne des carrés des

1. — Nous sommes reconnaissants au Professeur M. GUINOCHET d'avoir su stimuler au sein de son équipe l'emploi de méthodes numériques nous permettant ainsi de réaliser ce travail.

2. — Par J.-P. BRIANE.

Source : MNHN, Paris

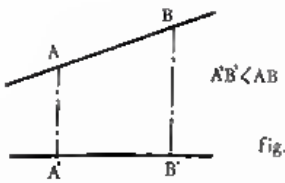


fig.1

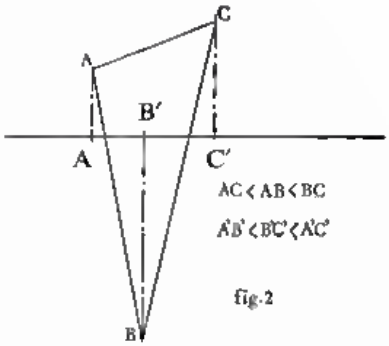


fig.2

distances entre les points du nuage projeté. Pratiquement, plus le nombre obtenu sera grand, plus la figure de points projetés se rapprochera de la figure initiale.

En outre, le moment d'inertie I_Δ par rapport à un axe$_\Delta$ est toujours inférieur au moment d'inertie total du nuage, I_{TOT}, c'est-à-dire à la moyenne des carrés des distances entre ses points.

Le moment d'inertie total I_{TOT} est une mesure commode de l'information contenue dans le tableau de données (information au sens général et non au sens probabiliste). Le taux d'inertie d'un axe $\tau_\Delta = \frac{I_\Delta}{I_{TOT}}$ représente la part d'information exprimée par cet axe.

L'axe qui rend τ_Δ maximum est appelé premier axe factoriel et son moment d'inertie, première valeur propre.

Il est très rare qu'un ensemble de données se ramène à une seule dimension. Le premier axe factoriel ne suffit pas à expliquer à lui seul les relations entre objets, il n'extrait qu'une partie de l'information utile mesurée par τ_Δ. Il est donc nécessaire d'extraire plus d'information. On peut par exemple chercher un 2e axe de projection orthogonal au premier rendant maximum le moment du nuage projeté. On calcule ainsi le 2e axe factoriel qui extrait une part d'information plus faible que le premier.

Étant orthogonaux, les deux premiers axes factoriels extraient chacun des informations non corrélées.

On démontre qu'en règle générale on peut extraire une suite d'axes factoriels de valeurs propres décroissantes en nombre égal à celui des variables.

Les résultats se présentent sous la forme de diagrammes-plans où chaque objet est figuré par un point repéré par ses coordonnées suivant deux axes factoriels. En prenant les axes 1 et 2, on obtient ainsi la meilleure représentation plane de l'ensemble des objets.

L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

Jusqu'ici nous n'avons pas précisé de métrique particulière. L'originalité de l'analyse factorielle des correspondances réside dans l'emploi de la métrique du χ^2.

Source : MNHN, Paris

Matrice des données

$$\begin{array}{c|c} & \overbrace{1 \cdots\cdots j \cdots\cdots m}^{\text{N° variables}} \\ \hline \text{N° objets} \left\{ \begin{array}{c} 1 \\ \vdots \\ i \\ \vdots \\ n \end{array} \right. & \begin{array}{ccc} k_{11} \cdots\cdots & k_{1j} \cdots\cdots & k_{1m} \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ k_{i1} \cdots\cdots & k_{ij} \cdots\cdots & k_{im} \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ k_{n1} \cdots\cdots & k_{nj} \cdots\cdots & k_{nm} \end{array} \end{array}$$

Fig. 3.

Poids de l'objet N° i :

$$k_{i.} = \sum_{j=1}^{m} k_{ij}$$

Poids de la variable N° j :

$$k_{.j} = \sum_{i=1}^{n} k_{ij}$$

Total des éléments de la matrice :

$$k_{..} = \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{m} k_{ij}$$

Carré de la distance entre les objets i et i' (suivant métrique de χ^2) :

$$\boxed{d^2(i,i') = k_{..} \sum_{j=1}^{m} \frac{1}{k_{.j}} (k_{ij}/k_{i.} - k_{i'j}/k_{i'.})^2}$$

Commentons cette formule.

Tout d'abord elle ne fait pas intervenir les valeurs brutes k_{ij} de la matrice de données mais les profils $\frac{k_{ij}}{k_{i.}}$.

On élimine ainsi dans la comparaison des objets entre eux un effet de taille.

Par exemple dans le cas d'un tableau phytosociologique $k_{i.}$ est le nombre d'espèces du relevé i. Si un relevé i possède en commun avec d'autres relevés un même nombre d'espèces, l'emploi des profils a pour effet de rapprocher i du relevé possédant le moins d'espèces.

Pour chaque variable j dans le terme correspondant de la distance intervient $k_{.j}$ en dénominateur; ceci a pour but d'éliminer un effet de taille des variables.

Par exemple pour un tableau phytosociologique où $k_{.j}$ est la fréquence absolue de l'espèce j dans l'ensemble des relevés considérés, cette opération diminue l'importance d'une espèce très fréquente donc à écologie indifférente.

Pour un tableau taxonomique où $k_{.j}$ représente la fréquence d'un caractère qualitatif j au sein de l'échantillon considéré, $k_{.j}$ très grand correspondra donc à un caractère peu discriminant. Si j est un caractère quantitatif, par exemple la mesure d'un organe, $k_{.j}$ représente alors non plus une fréquence mais un ordre de grandeur de cette mesure dont la signification n'est pas intéressante en soi. A noter qu'en analyse en composantes principales, on corrige ces inconvénients en centrant et réduisant les variables.

De plus l'usage de la métrique du χ^2 présente un avantage majeur : la représentation simultanée des objets et des variables. On peut remarquer que tout ce que nous avons dit au sujet des objets peut s'appliquer aux variables. L'ensemble des variables peut se représenter par un nuage de points d'un espace R^n (n étant cette fois le nombre d'objets); nuage dont il est possible de recbercher les axes factoriels. Cependant la symétrie est telle entre les deux nuages en usant de la métrique du χ^2 qu'il existe une relation matbématique entre les axes factoriels du nuage de points-objets et

Source : MNHN, Paris

ceux du nuage de variables. Plus précisément, à chaque axe factoriel du nuage des objets correspond un axe factoriel du nuage des variables de même valeur propre. Grâce aux formules de transition qui concrétisent ces relations, il est possible de représenter les objets et les variables sur un même diagramme. Toujours grâce à ces formules, chaque point-variable vient se placer au sein du groupe de points-objets qu'il caractérise le plus. Ceci permet une interprétation rapide et sûre de la formation de groupes ou paquets de points sur chaque diagramme.

Il est possible de chiffrer l'importance de chaque variable suivant un axe par sa contribution absolue à la valeur propre (la part d'information exprimée par l'axe, dont elle est responsable).
$G_k(j)$ = coordonnée de la variable j suivant l'axe k,
contribution absolue de j à k :

$$C(j, k) = \frac{k_{.j}}{k_{..}}(G_k(j))^2$$

on définit aussi la contribution relative d'une variable j comme le carré du cosinus de l'angle fait par le vecteur représentant j avec la direction de l'axe. Si cette quantité (comprise entre 0 et 1) est proche de la valeur 1, on peut dire que la variable j est très bien représentée par l'axe en question.

L'ARBRE DE LONGUEUR MINIMUM

Quelques définitions de la théorie des graphes. On appelle « *graphe* » un ensemble de points reliés par des *arêtes* (cf. fig. 4).

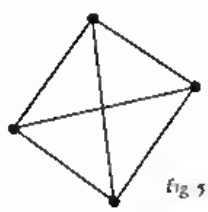


fig 5

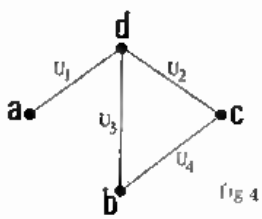


fig 4

Un graphe est complet si chaque paire de points est reliée par une arête (cf. fig. 5).

On appelle chemin d'un graphe, une séquence d'arêtes contiguës. Dans le graphe de la figure 4, la séquence d'arêtes u_1, u_3, u_4 constitue un chemin d'extrémités *a* et *c*. Un *circuit* est un chemin dont les extrémités coïncident, exemple : u_2, u_4, u_3 (fig. 4). Un graphe est *connexe* s'il existe un chemin entre deux quelconques de ses points (cf. le graphe de la fig. 4). Le graphe de la figure 6 n'est pas connexe.

Un *arbre* est un graphe à la fois connexe et sans circuit (fig. 7).

Enfin un *graphe valué* est un graphe dont chaque arête est affectée d'un nombre (positif pour nos applications) mesurant sa longueur. Un

Source : MNHN, Paris

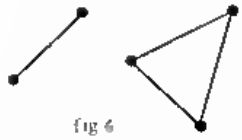


fig 6

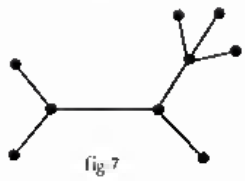


fig 7

exemple de graphe valué est fourni par une carte routière où chaque point représente une ville et chaque arête une route.

Application a la classification automatique. Dans l'espace des objets (cf. chapitre précédent) on peut représenter le nuage des points-objets par un graphe valué complet dont chaque point représente un objet et dont chaque arête a pour longueur la distance qui sépare les deux points qu'elle relie. Ce graphe comporte $\frac{n(n-1)}{2}$ arêtes (n étant le nombre d'objets). Tenter de le dessiner est impossible. Cependant, on peut chercher à le simplifier en en retenant seulement les arêtes les plus courtes (celles qui relient des objets très semblables). Par exemple, un arbre obtenu à partir de ce graphe ne contiendra que $n - 1$ arêtes. De plus cette figure possède la propriété de pouvoir s'étaler sur un plan sans que les arêtes se chevauchent.

Parmi tous les arbres qu'il est possible de construire ainsi, on choisit l'*arbre de longueur minimum*, c'est-à-dire celui dont la somme des longueurs des arêtes est minimum. On démontre que ce dernier est en général unique. Cet arbre fournit une sorte de squelette du nuage des points objets.

La construction de l'arbre de longueur minimum confiée à un programme se déroule de la façon suivante. Partant d'un point quelconque b (fig. 8) on relie ce dernier au point c qui en est le plus proche (le choix du point de départ n'importe pas). Ces deux points reliés par une arête de longueur $d(b, c)$ forment le sous-arbre A. On désigne par B l'ensemble

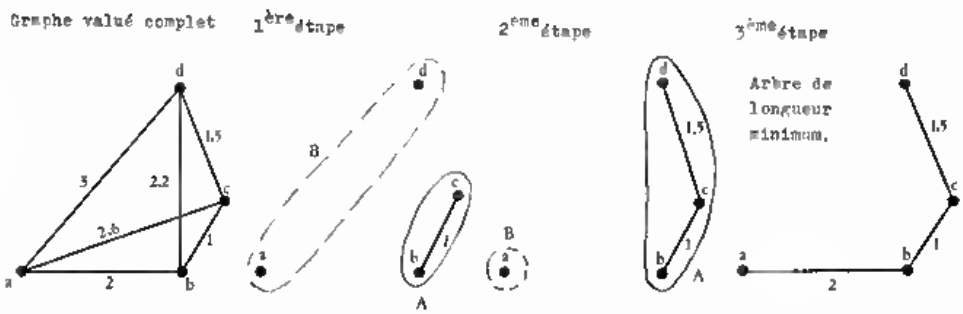


Fig. 8. — Construction progressive de l'arbre de longueur minimum.

des points non encore reliés au sous-arbre A. A chaque étape de l'algorithme on relie un nouveau point de B à un point de A de telle façon que l'arête qui les relie soit la plus courte possible. Progressivement le sous-arbre A s'accroît au détriment de l'ensemble B. La construction s'arrête

Source : MNHN, Paris

lorsque B est vide c'est-à-dire quand tous les points sont reliés à l'arbre. On peut démontrer que l'arbre ainsi construit est l'arbre de longueur minimum.

L'arbre de longueur minimum se ramifie en branches plus ou moins importantes correspondant à des groupes d'objets homogènes. Il est toujours intéressant de comparer l'arbre de longueur minimum aux diagrammes d'analyse de correspondances, il permet parfois de reconnaître un groupe d'objets homogènes qui ne se serait individualisé qu'en recourant à des axes factoriels d'ordre élevé.

Cependant dans le cas d'objets très proches les uns des autres à distances relatives sensiblement égales, la condition d'absence de circuit entraîne à des coupures arbitraires. Ainsi deux objets en réalité proches peuvent alors se trouver assez éloignés sur l'arbre de longueur minimum. Cet inconvénient n'existe pas pour l'analyse factorielle des correspondances dont les résultats plus nuancés sont donc plus proches de la réalité.

Comme la plupart des techniques de classification automatique l'arbre de longueur minimum peut s'appliquer avec n'importe quel type de distance, en particulier avec l'indice de JACCARD quand il s'agit de données phytosociologiques.

II. — EXEMPLE D'APPLICATION EN TAXONOMIE : LE GENRE *SAUVAGESIA* L. *(OCHNACEAE)*[1]

L'analyse factorielle des correspondances a déjà été utilisée en systématique pour des problèmes se situant à des niveaux spécifiques ou subspécifiques (BLAISE, 1969; BRUNERYE et all., 1969; CARTIER, 1972; GARDOU, 1972).

Il nous a semblé intéressant de traiter ici d'un problème situé au niveau génétique, par exemple le genre *Sauvagesia* L.

Jusqu'à présent la systématique de ce genre était considérée comme très complexe, les relations entre les taxa infragénériques souvent mal comprises. De plus, d'autres genres très proches à limites systématiques imprécises ont été décrits : *Lavradia*, *Neckia*, *Pentaspatella*, *Leitgebia*, *Roraimanthus* et *Vausagesia*. Nous avons traité les espèces, sous-espèces et variétés, soit 35 Unités taxonomiques opérationnelles (U.T.O.) en les considérant comme faisant partie d'un ensemble taxonomique.

Pour la majorité des U.T.O., les observations portent sur 50-150 spécimens d'herbier. Malheureusement, pour certaines d'entre elles, nous avons dû nous contenter d'un nombre plus restreint de spécimens (moins de 10).

26 caractères distinctifs soit quantitatifs, soit qualitatifs, subdivisés en 80 états ont été utilisés. Les caractères quantitatifs ont été subdivisés en classes contrairement à ce qui a été fait dans certains travaux antérieurs (BLAISE, 1969; GARDOU, 1972).

Les U.T.O. ont été codées par ordre alphabétique d'espèces de 1 à 35 et les états de caractères de 1 à 80. La liste des U.T.O. et des caractères a été publiée dans un travail antérieur[2] (SASTRE, 1971).

1. — Par C. SASTRE.
2. — Sauf pour *S. paucielata* Sastre (U.T.O. 35), espèce décrite ultérieurement.

Source : MNHN, Paris

Les problèmes relatifs au choix des caractères ont été abordés dans ce même travail, aussi je me bornerai à résumer les raisons pour lesquelles, certains caractères n'ont pas été utilisés : ils sont redondants, ils n'ont pas été observés chez toutes les U.T.O., ils sont trop variables chez une ou plusieurs U.T.O., ils sont liés à d'autres caractères.

INTERPRÉTATION DE L'« ARBRE DE LONGUEUR MINIMUM »

Les U.T.O. se répartissent en 7 groupes (fig. 9).

Il est intéressant de noter que la majorité des U.T.O. se trouve distribuée sur l'arbre en fonction de leur adaptation morphologique et anatomique

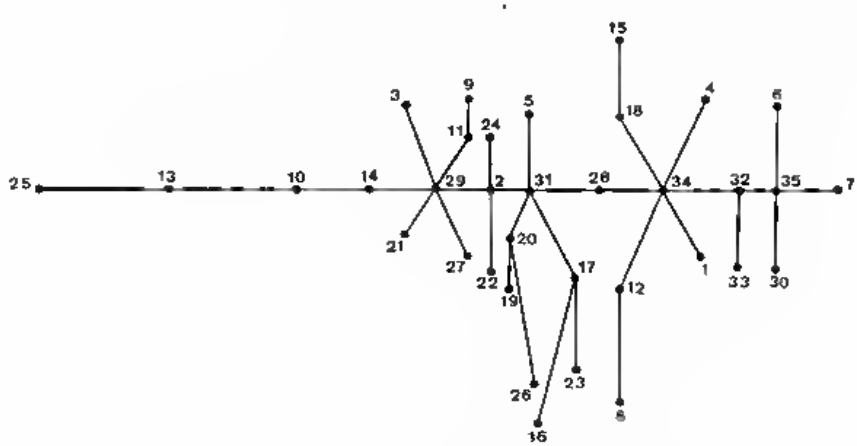


Fig. 9. — « Arbre de longueur minimum ».

à la sécheresse. Les U.T.O. les moins bien adaptées sont en majorité situées sur l'axe de l'arbre à l'exception de la partie gauche (avec 25, 13 et 10), tandis que les espèces bien adaptées se répartissent à la périphérie de l'arbre.

L'avantage de cette méthode est sa rapidité. L'« arbre minimum » prend principalement en considération les distances taxonomiques les plus faibles, or, il peut être intéressant de connaître les distances moyennes pour étudier d'une façon plus précise les rapports entre les sous-groupes.

Utilisée complémentairement, l'analyse factorielle des correspondances permet de pallier à cet inconvénient et de préciser les rapports entre les sous-groupes et quelquefois entre les sous-sous-groupes.

INTERPRÉTATION DES DIAGRAMMES D'ANALYSE DE CORRESPONDANCE

Recherchons sur le plan 1-2 (fig. 12), les groupes définis après examen de l'« arbre de longueur minimum ».

35, 6, 7, 30 se trouvent groupées avec 32 et 33; par contre dans le

Source : MNHN, Paris

plan 1-3 (fig. 10), ces deux ensembles d'U.T.O. sont séparés. Cette remarque permet de nous suggérer une relative indépendance de ces deux ensembles.

Fig. 10. — Diagramme d'analyse des correspondances des U.T.O., axes 1 et 3.

La disposition des U.T.O. dans le sous-nuage comprenant 35, 6, 7, 30 peut nous laisser sous-entendre le sens évolutif de ce groupe. L'U.T.O. 30 (genre monospécifique *Neckia*), paraissant la plus primitive est située près du point d'origine tandis que l'U.T.O. 35, plus évoluée est dans la partie périphérique du nuage.

15, 18, 34, 4, 12, 8 et 1 (genres *Lavradia* et *Vausagesia*) se retrouvent toujours dans le même sous-nuage quelque soit les axes considérés. La position des U.T.O. 1 et 34 montre leur importance comme éléments intermédiaires entre le groupe central et les autres U.T.O. incluses dans ce sous-nuage. La disposition des espèces nous suggère le sens évolutif de ce sous-groupe avec les U.T.O. 8 et 12 comme fin de phylum. Dans cet ensemble taxonomique, 8 et 12 semblent effectivement les U.T.O. les plus évoluées pour de nombreux caractères (diminution de la taille des feuilles et de l'importance de l'appareil vasculaire foliaire, passage de la placentation pariétale vers la placentation basale).

5, 31, 20, 19, 26, 17, 16 et 23. Ce groupe forme un sous-nuage, mais dans les plans 1-3 et 2-3, il existe deux sous-ensembles à direction parallèle, un premier sous-groupe composé de 5, 31, 20, 19 et 26 part toujours du point d'origine avec 5 et 31 tandis que 26 est toujours à la périphérie, un deuxième sous-groupe composé de 23, 17 et 16 avec cette dernière U.T.O. en périphérie.

Dans les différents plans, la distance entre 16 et 26 est constante.

L'étude détaillée de ces deux espèces montre qu'elles sont arrivées approximativement au même stade évolutif et qu'elles appartiennent à deux phylums différents. Elles vivent toutes les deux dans des conditions écologiques identiques. Elles doivent résister à des variations climatiques brusques : insolation, vent, dessiccation. Toutes les deux possèdent une

Source : MNHN, Paris

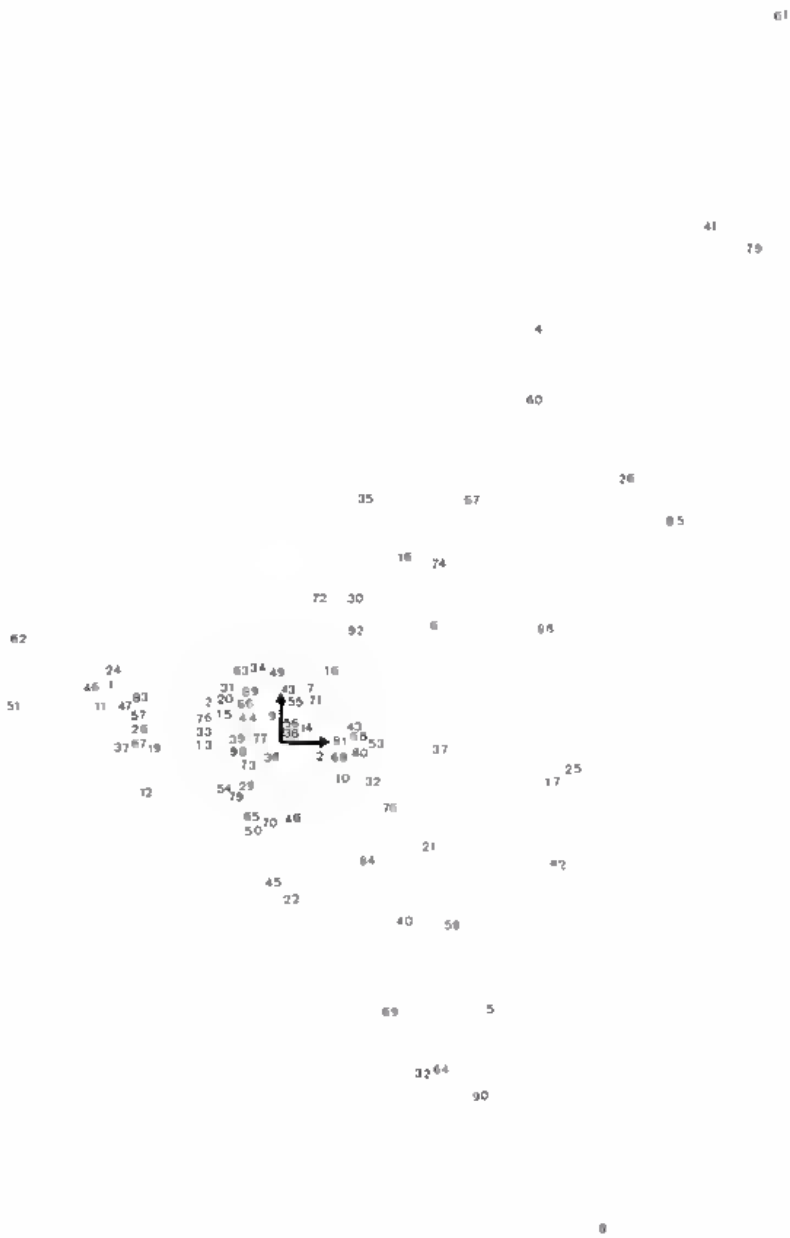


Fig. 11. — Diagramme d'analyse des correspondances des états de caractère, axes 1 et 2.

cuticule épaisse, des éléments lignifiés importants, et, de plus, les fleurs sont dépourvues de staminodes externes, leurs staminodes internes sont réduits et leur placentation est basale.

Il est possible de faire une remarque identique avec les U.T.O. 17 (genre *Roraimanthus*) et 23 qui se retrouvent toujours ensemble; elles appartiennent à des phylums différents et sont adaptées à des condi-

Source : MNHN, Paris

tions écologiques de savane avec brusques variations climatologiques.

22, 2, 24 avec 21, 29, 27, 3, 11, 9 et 14 forment un groupe central d'U.T.O. montrant beaucoup de ressemblances entre elles.

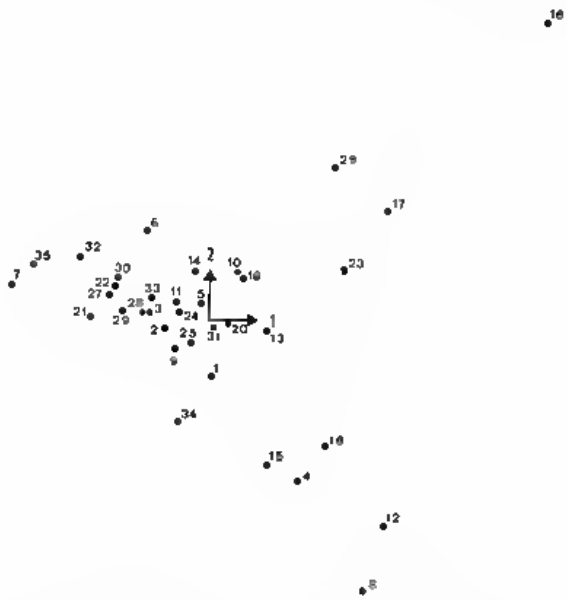


Fig. 12. — Diagramme d'analyse des correspondances des U.T.O., axes 1 et 2.

25, 13 et 10 ont toujours à peu près la même distance taxonomique quel que soit le plan considéré. 25 et 13 sont très proches l'une de l'autre particulièrement dans le plan 1-3 et se disposent en périphérie. Ces rapprochements sont phylogénétiquement artificiels. 25 et 13 semblent être deux fins de phylum arrivés à un niveau évolutif à peu près équivalent.

RELATIONS U.T.O. — ÉTATS DE CARACTÈRE

L'examen comparé des diagrammes d'analyse factorielle des U.T.O. et des états de caractère permet d'établir facilement les rapports existant entre les U.T.O. et ces derniers. Pour aider au raisonnement, les lignes et les colonnes de la matrice des données ont été ordonnées en tenant compte des groupements suggérés par les diagrammes d'analyse factorielle des axes 1 et 2 (fig. 12 et 11). Cette matrice remaniée sera appelée : tableau des relations U.T.O.-états de caractère.

Dans les deux diagrammes (axes 1-2 des U.T.O. et des états de caractère), le nuage obtenu adopte grossièrement la forme d'une étoile à trois branches :

— une située dans le quadrant supérieur droit du diagramme (branche 1),

Source : MNHN, Paris

	16	17	23	26	19	20	31	05	13	25	14	10	08	12	18	04	15	34	01	07	35	06	30	32	33	22	11	28	21	29	27	03	02	09	24
61	x																																		
41	x			x																															
78	x	x																																	
04	x			x																		x													
60				x																															
28	x	x	x						x																										
85	x	x													x																				
87	x	x	x								x	x										x													
35	x			x																					x	x	x								
18	x				x														x																
74	x	x	x	x	x	x				x													x												
30	x	x	x						x													x	x				x							x	
09	x				x						x					x																			x
16		x					x	x			x																								
86			x																																
25				x										x																					
17	x				x	x								x	x																				
27	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x						x												
54										x																									
58									x							x																			
62		x	x											x	x		x														x				
40					x	x							x	x	x																				
78											x	x		x																					
06													x	x																					
90													x	x		x																			
84													x	x	x	x	x	x	x						x										
33													x	x	x	x	x	x	x				x												
05									x				x		x		x																		
64													x												x										
22							x						x		x			x	x				x		x	x							x		
48																						x													
12																	x			x			x												
82																				x	x	x	x	x											
51																				x								x							
24										x		x								x	x	x													
46																										x									
47																															x				
01																					x			x	x										x
83					x			x			x									x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x		x
57					x														x	x	x			x	x	x	x		x		x		x		x
28											x							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
11																		x		x	x	x	x	x				x	x						
18																													x	x		x			
37																																x			
87									x	x								x		x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x		x	
72	x			x					x		x	x							x								x	x	x		x				x
52	x				x				x			x											x	x	x							x			x
53		x	x				x								x				x							x								x	
43	x						x	x	x						x	x												x				x	x		x
88	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x			x			x	x				x			x		x
80	x	x	x		x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x							x	x		x		x	x		x	x	x
81	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x						x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
88									x	x																									
02		x	x		x									x		x		x	x				x				x	x			x	x	x	x	
10			x						x	x		x					x		x													x			
32	x	x	x	x									x	x	x	x	x	x	x					x	x			x			x				x
84				x		x	x		x	x		x	x	x		x	x	x	x								x	x					x	
21		x	x					x	x	x			x		x	x	x															x		x
45										x			x														x		x				x	
50						x		x			x		x				x	x								x			x	x		x		
65								x						x	x	x		x	x				x	x			x		x	x	x			x	x
70									x	x				x	x	x	x	x		x	x	x	x						x						
75							x		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
29				x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x		x	x	x	x	x	x		x
73		x	x		x	x	x	x		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x
38		x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x
58						x	x	x		x	x	x	x					x				x	x				x		x		x				x
13			x						x	x					x			x			x	x		x				x							
23					x	x		x			x						x							x			x	x	x	x	x	x		x	x
76				x			x	x	x							x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
15																			x							x	x			x	x	x	x		x
20				x		x	x				x	x		x				x		x		x		x	x	x	x	x			x			x	
03						x	x	x		x	x	x								x	x			x					x	x					
31					x	x	x	x	x	x	x	x								x	x	x	x			x	x		x	x	x	x	x	x	
88		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
42				x	x	x					x	x					x		x			x								x	x				
07		x				x	x	x																	x							x			
71	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x					x					x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x
55								x																											
68				x	x	x	x										x			x	x					x	x	x				x	x		
44		x	x											x				x		x	x			x	x	x									
08				x											x											x	x			x	x				
39		x	x				x	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
77			x	x	x	x	x	x	x	x					x	x	x		x		x		x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
83	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x								x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
34		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
49	x				x									x							x		x	x	x										x
38	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x
56	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
14				x								x				x													x				x		

Tableau des relations U.T.O.-états de caractère.

— une située dans le quadrant inférieur droit du diagramme (branche 2),

— une située dans le quadrant supérieur gauche du diagramme (branche 3).

Source : MNHN, Paris

Examen de la branche 1

Dans la partie la plus périphérique, nous trouvons l'U.T.O. 16 et les états 61, 41 et 79.

Sur le tableau des relations U.T.O.-états, nous voyons que 61 n'existe que chez 16, 41 chez 16 et 26, 79 chez 16 et 17. Autrement dit ces trois états ne se retrouvent que chez les U.T.O. les plus périphériques et en conséquence sont bien caractéristiques de ces U.T.O.

Les états suivants (situés plus près du centre) 4, 60, 26, 85, 67... existent au moins chez l'une de ces trois U.T.O. mais aussi dans d'autres appartenant à des sous-nuages différents (à l'exception de 60 qui ne se trouve que chez 26).

Ces premières remarques sont taxonomiquement importantes. 16 est l'espèce-type du genre monospécifique *Leitgebia* qui ne possèderait comme caractère distinctif que celui de l'état 61, c'est-à-dire : épaisseur de la cuticule supérieure du limbe = 7,5-9 μ. Est-il possible de pouvoir distinguer un genre d'un autre en se basant sur ce seul critère?

Pour Oliver (1877) ce genre devait être constitué par les U.T.O. 16 et 17. Le seul état se trouvant uniquement dans ce « genre » est le 79 : plus de 8 files cellulaires dans le massif inférieur de fibres.

Gleason (1931) décrivit le genre monospécifique *Pentaspatella* à partir de l'U.T.O. 26. Ce « genre » ne se distinguerait du genre *Sauvagesia* uniquement par l'état 60 : épaisseur de la cuticule supérieure du limbe = 6-6,5 μ.

Les genres *Leitgebia* et *Pentaspatella* avaient été établis principalement à cause de la structure florale : placentation basale (41); absence de staminodes externes (32) et staminodes internes réduits (35).

Effectivement 41 n'existe que chez 16 et 26, par contre de nombreuses espèces de *Sauvagesia* possèdent les états de caractère 32 ou 35 et parfois 32 et 35, ex. U.T.O. 11. Pour ces raisons, il ne nous semble pas possible de maintenir ces genres.

Examen de la branche 2

Nous trouvons les U.T.O. 8, 12, 4, 15, 18, 34 et 1, c'est-à-dire les genres *Lavradia* et *Vausagesia*; aucun état ne caractérise l'un d'eux. *Lavradia* avait été défini grâce à l'état 64 : staminodes internes soudés, or, ce caractère se retrouve toujours chez 30 (genre monospécifique *Neckia*) et souvent chez 1 (genre monospécifique *Vausagesia*).

Examen de la branche 3

Elle est moins bien définie et est constituée principalement par les U.T.O. 7, 35, 32, 6 et 30 avec 22, 27 et 21. Aucun état de caractère n'est spécifique de ce groupe d'U.T.O.

La distribution des états dans ce tableau ne laisse apparaître aucun groupe d'entre eux susceptible de caractériser spécifiquement une ou plu-

Source : MNHN, Paris

sieurs U.T.O. Ceci nous laisse suggérer que l'ensemble taxonomique est homogène et que toutes les U.T.O. doivent être regroupées dans un genre unique, soit le genre *Sauvagesia*.

Les méthodes numériques utilisées calculent les distances taxonomiques existant entre les différentes U.T.O. Les rapprochements obtenus peuvent avoir deux origines principales : les espèces sont effectivement affines, les espèces malgré qu'elles appartiennent à des phylums différents montrent beaucoup de ressemblances, celles-ci pouvant être dues, par exemple à des convergences de forme. C'est au taxonomiste qu'il appartient de faire la distinction lui permettant ainsi de pouvoir tirer des conclusions évolutives (SASTRE, 1971).

III. — UN EXEMPLE D'APPLICATION A LA PHYTOSOCIOLOGIE : LE PROBLÈME DU *FESTUCETUM HALLERI* DU BASSIN SUPÉRIEUR DE LA TINÉE (ALPES-MARITIMES)[1]

L'exemple utilisé nous sera fourni par le travail exécuté sur le terrain par l'un d'entre nous dans les zones de contact entre substrats calcaires et siliceux, substrats sur lesquels se différencient deux sous-associations du *Festucetum halleri* B.B. : la sous-association à *Festuca ovina* subsp. *laevis* var. *scardica* sur silice, la sous-association à *Carex sempervirens* sur calcaire (M. GUINOCHET, 1938). Les résultats de cette étude suggérée par le Professeur Guinochet à la lumière de précédents résultats (M. GUINOCHET, 1973, p. 51 et 98) ont fait l'objet d'un mémoire dans lequel l'analyse des données écologiques complète et confirme l'analyse des données floristiques résumée ici (J.-J. LAZARE, 1972).

UNITÉS OPÉRATIONNELLES ET CARACTÈRES

La méthode phytosociologique utilisée est la méthode de l'École zuricho-montpelliéraine (J. BRAUN-BLANQUET, 1928, 1969). En chaque station choisie, l'observateur recense la totalité des espèces végétales présentes ou bien, comme c'est le cas dans notre exemple, les seules Phanérogames et Cryptogames vasculaires, en affectant chaque taxon (nous utiliserons par la suite indifféremment espèce ou taxon, étant bien entendu que les infraspécifiques peuvent faire l'objet de recensement séparé) d'un coefficient d'abondance. A partir de la liste floristique de l'ensemble des stations on constitue un tableau brut de données dont chaque ligne correspond à une espèce et chaque colonne à un relevé. Nous ne reviendrons pas ici sur les raisons qui nous conduisent à ne tenir compte dans les analyses que de la seule présence ou absence des espèces et non de leurs coefficients d'abondance (G. & M. ROUX, 1967; L. ORLOCI, 1968; M. GUINOCHET, 1968). Le tableau brut se présente donc sous la forme d'une matrice logique (c'est-

1. — Par J.-J. LAZARE et G. ROUX.

Source : MNHN, Paris

à-dire dont les éléments sont des 0 — absence — ou des 1 — présence — qui, signalons-le dés à présent, comporte bien plus de 0 que de 1. La forme des données se révéle donc assez identique à celle de l'exemple précédent puisque dans les deux cas, les données sont ramenées à une matrice logique.

ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

A. « Anti-espèce » et « anti-relevé »

Si une telle matrice semble se prêter particuliérement à l'analyse statistique de par son exhaustivité (pas de données manquantes) et son homogénéité, elle présente toutefois un tel « vide » (80 % de 0 dans notre exemple) que nous pourrions craindre un certain déséquilibre. Il est possible de compenser ce vide de deux maniéres :

— soit créer pour chaque relevé une sorte d'« anti-relevé » constitué des espéces absentes du relevé considéré, ce qui revient à associer à chaque colonne une colonne complémentaire,

— soit associer à chaque espéce une « anti-espéce » présente dans tous les relevés oú l'espèce considérée est absente, ce qui adjoint à chaque ligne une ligne complémentaire.

Quels en seront les effets respectifs : dans le premier cas, la duplication conduit á donner le même poids aux espéces, dans le second cas elle donne le même poids aux relevés. Deux remarques s'imposent : d'une part l'hétérogénéité de poids des espéces et celle des relevés ne sont pas du même ordre de grandeur (pour le cas envisagé, les relevés possédent de 14 á 41 espéces tandis que les espéces apparaissent dans 1 à 36 relevés) d'autre part « anti-espéce » et « anti-relevé » n'ont pas la même signification; en effet si l'« anti-espéce » représente la possibilité d'une espèce hypothétique de vivre en tous lieux étudiés sauf celui de l'espéce initiale (possibilité non négligeable dans un territoire homogène comme c'est le cas ici), l'« anti-relevé » représente une aberration complète de la nature puisqu'il comporterait un nombre d'espéce excessif et que la probabilité de réunir exhaustivement ces espéces est pour ainsi dire nulle.

Faut-il intervenir sur les poids? En fait poids des lignes et poids des colonnes ont des significations différentes. Une colonne est une entité constante puisqu'il s'agit d'un relevé dont le nombre d'espéces est bien défini. Une ligne, par contre, est le résultat d'une agglomération momentanée d'un certain nombre de relevés que l'on pourrait augmenter ou diminuer à loisir. Il ne paraît donc pas souhaitable de vouloir *a priori* transformer les relevés pour leur donner le même poids car ce poids a sans aucun doute une signification. Il semble par contre concevable de compenser la grande variabilité du nombre de relevés oú se trouve représentée une espèce par une duplication des colonnes.

Voyons à présent les résultats de ces opérations sur l'exemple que nous avons choisi.

Source : MNHN, Paris

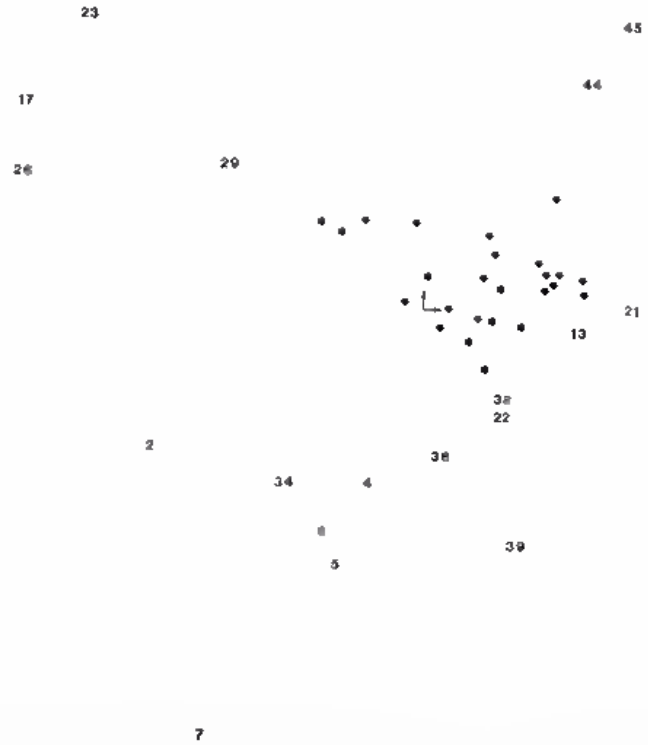


Fig. 13. — Carte des relevés à partir des données brutes; plan des axes 1 et 2 (seuls les numéros des relevés périphériques ont été précisés, les autres relevés étant figurés par un point noir pour rendre compte de leur dispersion).

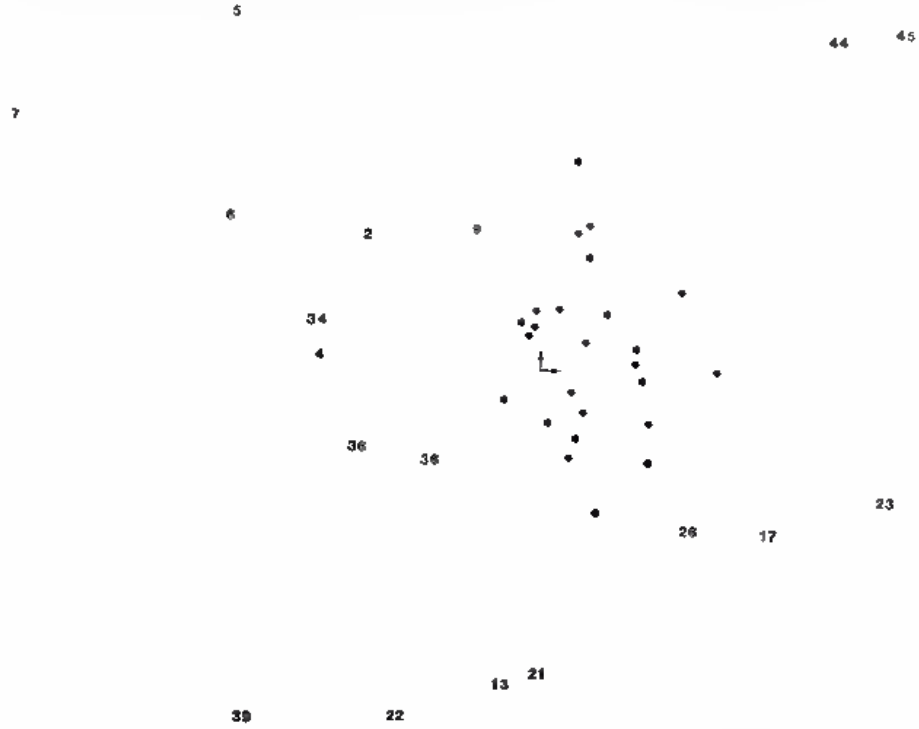


Fig. 14. — Carte des relevés à partir des données brutes; plan des axes 2 et 3.

Source : MNHN, Paris

B. Généralités sur les données utilisées

Les différentes analyses ont été opérées sur un tableau brut comportant 101 espèces pour 43 relevés. La numérotation de 2 à 45 provient du fait que nous n'avons pas utilisé les relevés 1 et 3 étrangers au *Festucetum halleri*. Nous insisterons sur la difficulté de circonscrire des nuages de points bien individualisés qui pourrait conduire à appuyer la théorie du « continuum » (R.-P. Mc Intosh, 1967). Cet effet est dû à l'échantillonnage délibéré de la plupart de nos stations dans des zones de contact géologique où les apports colluviaux sont importants. Les coupures se révèleraient plus aisées

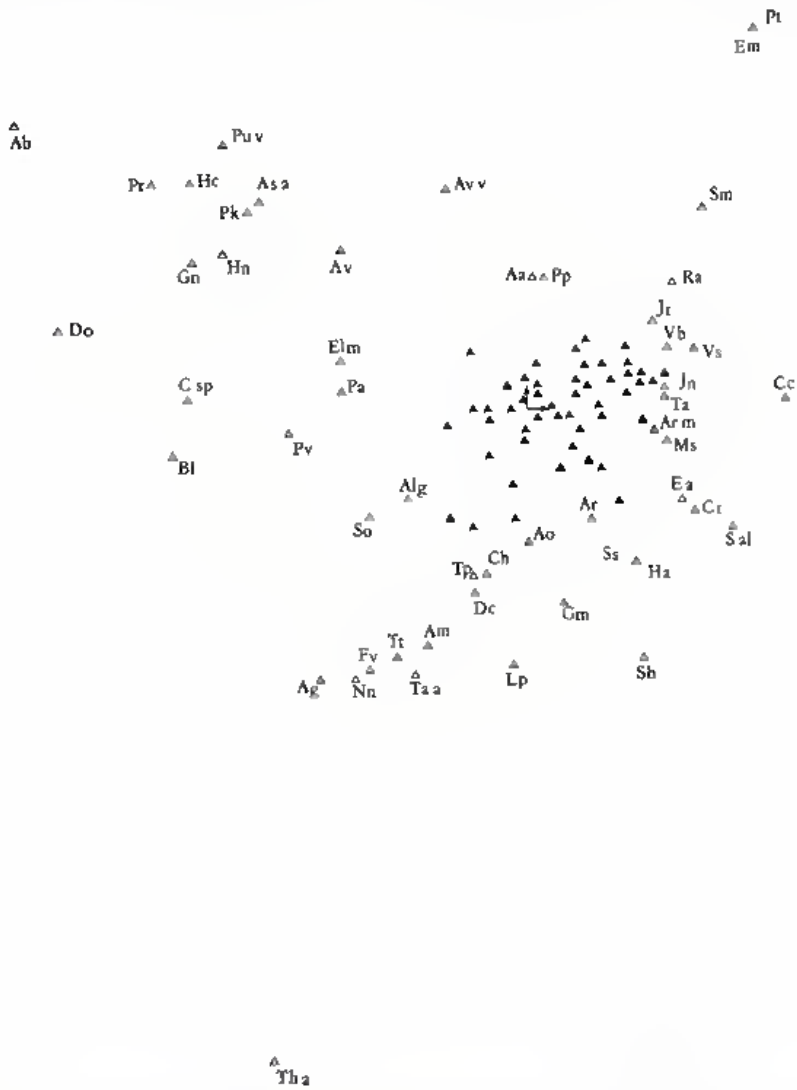


Fig. 15. — Carte des espèces à partir des données brutes; plan des axes 1 et 2 (seules les abréviations des noms des espèces périphériques ont été précisées, les autres espèces étant figurées par un triangle noir).

Source : MNHN, Paris

lors d'analyses de groupements variés d'un territoire donné, coupant ainsi court à une telle interprétation (G. Roux, 1967, 1971; J. Ritter, 1969; A. Lacoste, 1971, 1972; J.-C. Klein, 1972; M. Guinochet, 1973...).

C. Analyse des données brutes

La première analyse exécutée donne de bons éléments de réflexion. Dès les axes 1 et 2 (fig. 13) quatre directions se manifestent, matérialisées à leurs extrémités par les relevés les plus typiques, soient, compte tenu du graphe des espèces :

— 17, 23, 28 : tendance au *Seslerion* (*Festucetum halleri* sous-ass. à *Carex sempervirens* p.p.),

Fig. 16. — Carte des espèces à partir des données brutes; plan des axes 2 et 3.

Source : MNHN, Paris

— 2, 4, 5, 6, 7, 34 : tendance au *Festuceto-Trifolietum thalii* (*Festucetum halleri* sous-ass. à *Carex sempervirens* p.p.),

— 44, 45 : *Festucetum halleri* sous-association à *Festuca ovina* ssp. *lævis* var. *scardica*,

— 13, 21, 22, 36, 38, 39 : tendance au *Nardion*.

Le reste se trouve très centré autour de l'origine ce qui conduit à recourir pour la discrimination à deux méthodes : soit observer les distinctions selon les axes 3, 4 et 5, soit recourir à des analyses partielles sur les données, réduites des relevés périphériques (G. Roux, 1971; G. & M. Roux, 1971; C. Desarmenien, 1971; A. Lacoste, 1971, 1972). Nous nous limiterons aux axes 2 et 3 (fig. 14) selon lesquels on isole facilement les relevés 13, 21, 22, 39 alors que les relevés 36 et 38 ont tendance à rejoindre le groupe 2, 4, 5... La comparaison avec les nuages espèces (fig. 15 et 16) permet d'une part de rattacher les différents ensembles à des groupements connus, d'autre part à interpréter les axes successifs d'allongement du nuage. Alors que les relevés 13, 21, 22, 39 peuvent être interprétés comme un faciès chionophile du *Festucetum halleri* avec de nombreuses espèces du *Nardion*, les relevés mal isolés correspondent à un groupement de transition entre les deux sous-associations étudiées. Compte tenu d'analyses parallèles sur des données écologiques selon la méthode précédemment décrite par A. Lacoste & M. Roux (1972), les axes peuvent être interprétés ainsi : axe 1 = acidité croissante, axe 2 = sécheresse et nitrophilie (corrélées ici compte tenu du mode de pâturage), axe 3 = durée d'enneigement décroissante. Il est à noter deux phénomènes : d'une part la grande contribution d'espèces de basses fréquences (présentes dans 1 ou 2 relevés), d'autre part la condensation de la plupart des relevés autour de l'origine, ce qui conduit à une discrimination difficile.

D. Analyse des données après duplication des relevés

On remarque que sur le premier axe (fig. 17), le classement des espèces s'opère selon les fréquences croissantes. Parallèlement tous les relevés s'opposent fondamentalement au groupe des « anti relevés », ce qui se concevait de par l'anomalie qu'ils représentent. En conséquence aucune discrimination sur les critères de composition floristique ne peut se faire selon cet axe, ce qui conduit à n'utiliser pour la reconnaissance d'ensembles que les axes ultérieurs en particulier les axes 2 et 3 (fig. 18). Deux remarques s'imposent à l'observation du graphe des relevés selon ces axes : l'éclatement du nuage central dû à la condensation des « anti-relevés » autour de l'origine et la grande analogie avec l'analyse précédente puisque, mise à part la symétrie des graphes, les ensembles dégagés sont à peu près identiques. Le graphe espèce, lui, s'avère particulièrement intéressant (fig. 19) : les contributions les plus fortes se rapportent à des espèces de moyennes fréquences (6 à 36), ce qui exclut la discrimination de relevés sur la base d'espèces exceptionnelles (qu'elles soient des caractéristiques rares d'association ou des « accidentelles »). La résultante est la reconnaissance de grands ensembles de stations au détriment des très petits groupes qui s'isolent rarement. On peut prati-

Source : MNHN, Paris

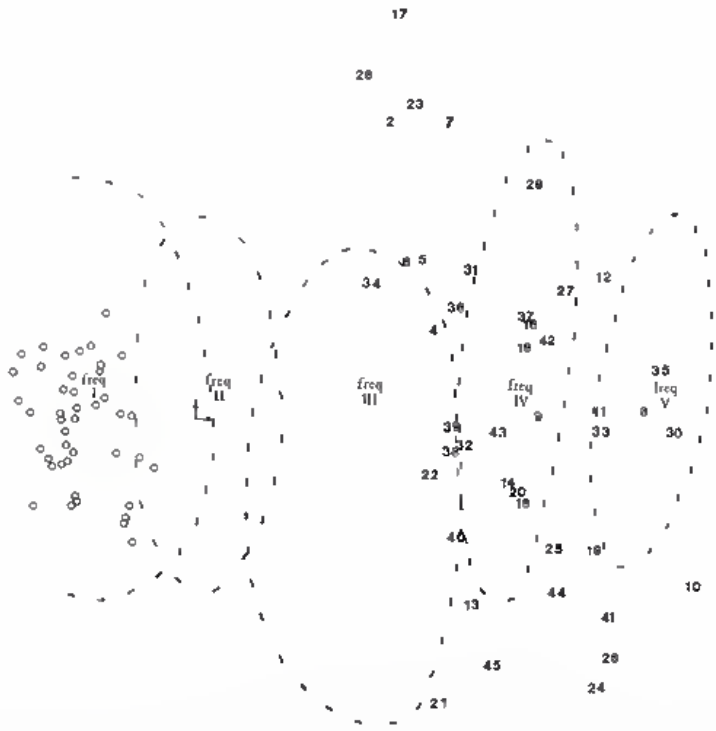


Fig. 17. — Carte des relevés après leur duplication; plan des axes 1 et 2 (les « anti-relevés » ont été figurés par un cercle blanc; les tracés en pointillé circonscrivent les points correspondant aux espèces de classes de fréquence données).

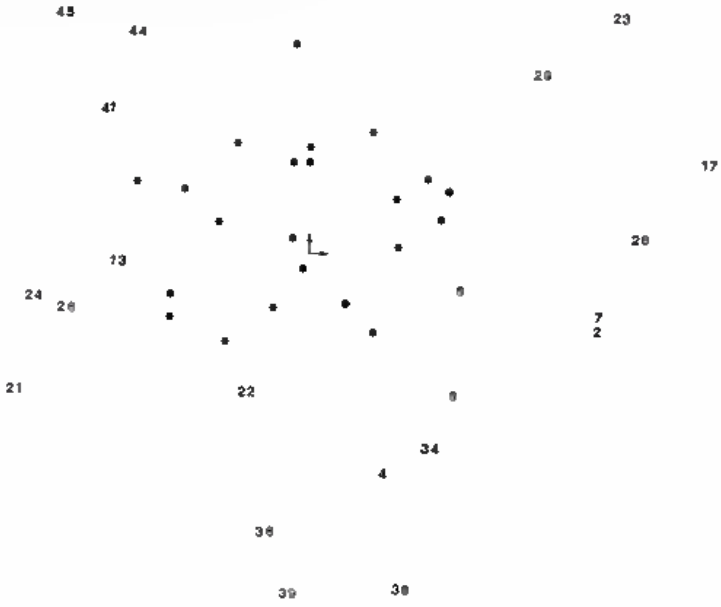


Fig. 18. — Carte des relevés après leur duplication; plan des axes 2 et 3 (les « anti-relevés » n'ont pas été figurés).

Source : MNHN, Paris

quement schématiser ces ensembles en les réduisant aux 4 quadrants, le second axe séparant les espèces des *Caricetea curvulæ* à gauche, des espèces des *Elyno-Seslerietea* à droite dans leur plus grande majorité. Sur le diagramme espèce, les espèces périphériques correspondent à des caractéristiques ou des compagnes de haute fréquence pour les groupes mis en évidence :

— Axe 2 négatif, axe 3 positif = *Festucetum halleri* sous-association à *Festuca* avec notamment *Juncus trifidus, Sempervivum arachnoideum, Festuca halleri, Euphrasia minima...*

— Axe 2 négatif, axe 3 négatif = tendance au *Nardion* avec *Nardus stricta, Ranunculus montanus* et *R. pyrenæus, Poa alpina, Geum montanum, Viola calcarata...*

Fig. 19. — Carte des espèces après duplication des relevés; plan des axes 2 et 3.

Source : MNHN, Paris

— Axe 2 positif, axe 3 négatif = tendance au *Festuceto-Trifolietum thalii* avec *Festuca violacea, Trifolium thalii, Trifolium pratense*...

— Axe 2 positif, axe 3 positif = tendance au *Seslerion* avec, en particulier, *Helianthemum nummularium, Anthyllis vulneraria, Gentiana verna, Aster alpinus, Elyna myosuroides*...

L'interprétation des premiers axes s'avère identique à celle de l'autre analyse, mis à part le décalage de numérotation des axes utilisés.

E. Analyse des données après duplication des espèces

Si nous observons d'abord le nuage espèce selon les deux premiers axes (fig. 20), nous constatons la non-distinction franche espèces « anti-espèces » mais d'une manière générale une plus grande dispersion des espèces

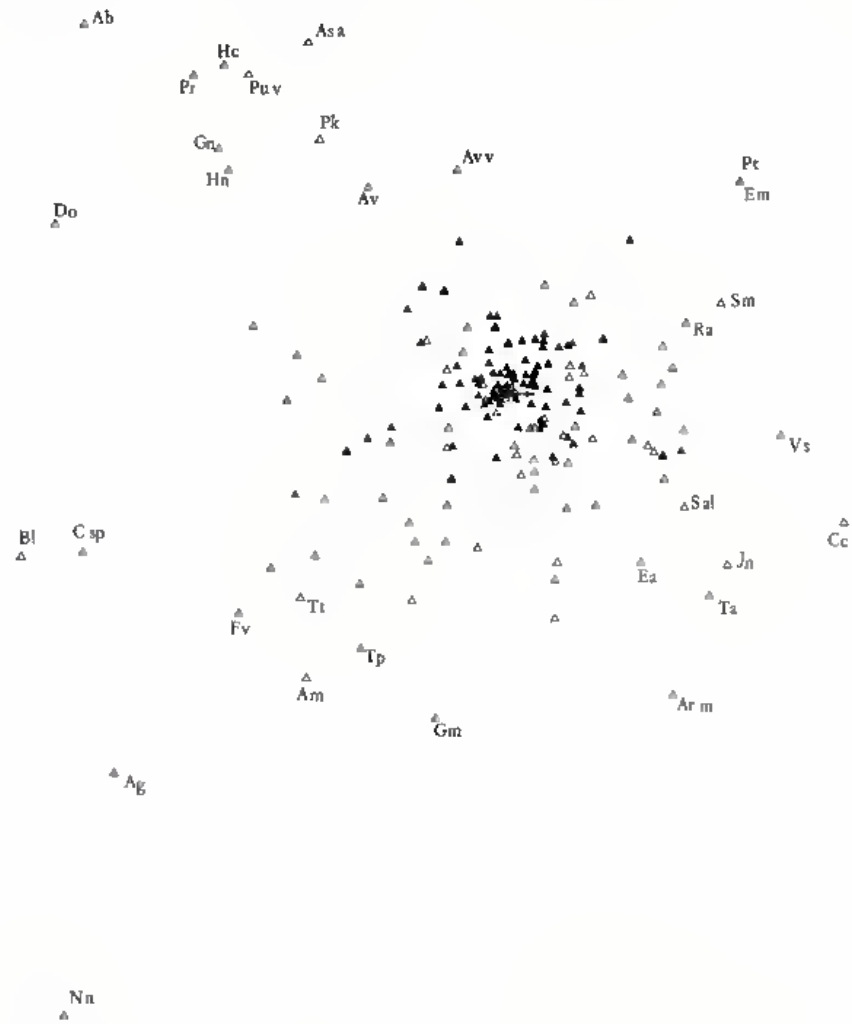


Fig. 20. — Carte des espèces après duplication de celles-ci; plan des axes 1 et 2 (les « anti-espèces » ont été figurées par un triangle noir).

Source : MNHN, Paris

que des « anti-espèces », condensées autour de l'origine. En ce qui concerne le nuage relevé (fig. 21), si la disposition est à peu près conforme à celle de la première analyse, il y a par contre accentuation de deux directions aux dépens des deux autres : l'une vers les relevés 17, 23, 28, l'autre vers les relevés 2, 4, 5, 6, 7, 34. Les plus grands changements se manifestent au niveau des relevés à grand nombre d'espèces comme le 34 (41 espèces), le 32 (40), le 4 (36), etc.

Fig. 21. — Carte des relevés après duplication des espèces; plan des axes 1 et 2.

Pour le rôle des espèces, il faut remarquer une analogie frappante avec la première analyse où les espèces de faible fréquence interviennent de manière importante, d'où les mêmes exagérations de distances pour ces

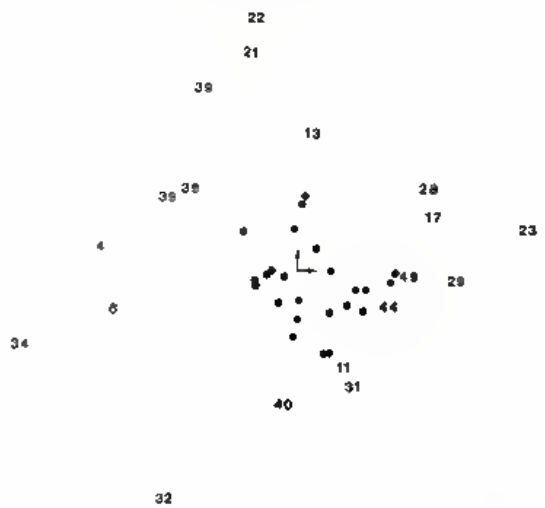


Fig. 22. — Carte des relevés après duplication des espèces; plan des axes 2 et 3.

Source : MNHN, Paris

relevés présentant des espèces rares sinon exclusives et le même tassement des autres relevés. Selon le 3e axe (fig. 22), le groupe 13, 21, 22, 39 s'individualise comme sur la figure 14.

F. Conclusion sur l'analyse des correspondances

Nous devons faire remarquer que les résultats obtenus dans les trois cas sont très similaires, ce qui concrétise la signification plus grande de la présence d'une espèce par rapport à son absence (G. Roux, 1971; C. Desarménien, 1972) et qui révèle que l'on peut se satisfaire largement, en phytosociologie, de l'analyse des données brutes. Cependant, il semble utile dans la mesure du possible, tout au moins dans le cas d'études de groupements floristiquement voisins, de faire précéder une telle analyse par une duplication des relevés pour dégager au maximum les grandes orientations du nuage en fonction des espèces de moyenne fréquence. L'analyse des données brutes permettra alors de reconnaître éventuellement des groupes de peu de relevés qui, le plus souvent, nuisent à une vision synthétique.

ARBRE DE LONGUEUR MINIMUM

Nous nous limiterons ici à quelques remarques sur le tracé obtenu (fig. 23). Nous retrouvons en fin de branches les relevés les mieux isolés par l'analyse

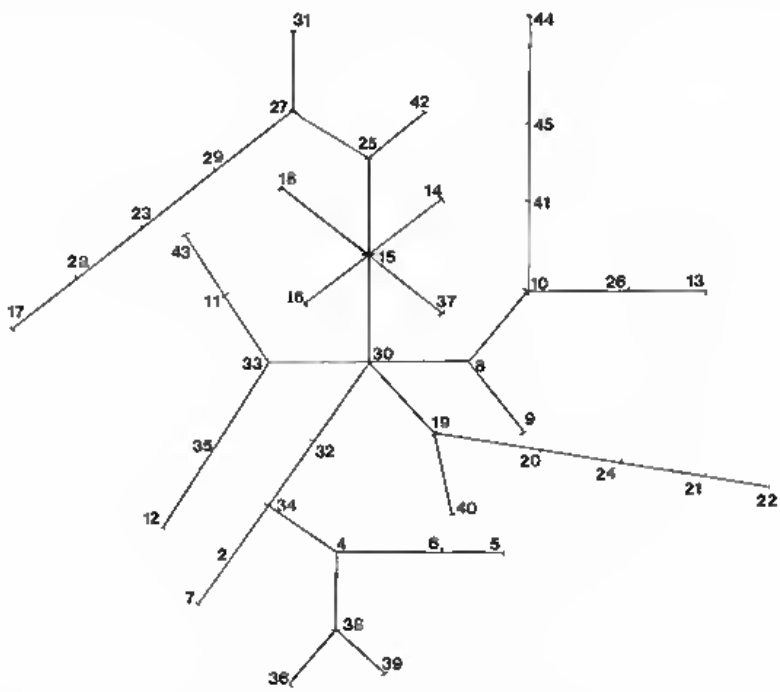


Fig. 23. — Arbre de longueur minimum tracé à partir de la distance déduite de l'indice de similarité de Jaccard.

Source : MNHN, Paris

des correspondances : (2, 4, 5, 6, 7, 34, 36, 38, 39) (17, 23, 28, 29) (21, 22), (41,44,45) mais, d'une part, leurs intercorrélations ne sont pas évidentes, d'autre part, les autres relevés sont liés de façon très arbitraire. Il est évident que nous nous trouvons dans le cas où la méthode est particulièrement inadaptée au type de données. En effet, les relevés utilisés ont une composition floristique très voisine et par suite, des distances au sens mathématique très proches, ce qui conduit pour obtenir une liaison unique entre relevés à trancher presque arbitrairement entre deux distances presque égales. La méthode s'opposant par définition à toute boucle s'avère ici particulièrement gênante, ce qui était bien loin d'être le cas dans les travaux phytosociologiques précédents (G. & M. Roux, 1971; A. Lacoste, 1972; J.-C. Klein, 1973; C. Desarménien, 1971).

Légende des graphes représentant les espèces

Abréviations	Espèces	Abréviations	Espèces
Am	Achillea millefolium	Hc	Hippocrepis comosa
Aa	Agrostis alpina	Ha	Homogyne alpina
Ar	Agrostis rupestris	Jt	Juncus trifidus
Ala	Alchemilla alpina	Jn	Juniperus nana
Af	Alchemilla flabellata	Lp	Leontodon pyrenaicus
Alg	Alopecurus gerardi	Ll	Luzula lutea
Ac	Androsace carnea	Ls	Luzula spicata
Ao	Anthoxantum odoratum	Ms	Minuartia sedoides
Av	Anthyllis vulneraria	Mv	Minuartia verna
Arc	Arenaria ciliata	Ns	Nardus stricta
Arm	Arnica montana	Nn	Nigritella nigra
Asa	Aster alpinus	Pk	Pedicularis kerneri
Ab	Aster bellidiastrum	Pr	Pedicularis rosea
Ag	Astragalus gaudini	Pt	Pedicularis tuberosa
Avv	Avena versicolor	Pp	Phyteuma pedemontanum
Bl	Biscutella lævigata	Ps	Plantago serpentina
Cr	Cardamine resedifolia	Poa	Poa alpina
Csp	Carduus sp.	Pa	Polygala alpestris
Cc	Carex curvula	Pv	Polygonum viviparum
Ch	Chrysanthemum coronopifolium	Pc	Potentilla crantzii
Df	Deschampsia flexuosa	Pg	Potentilla grandiflora
Dn	Dianthus neglectus	Puv	Pulsatilla vernalis
Da	Draba aizoides	Rm	Ranunculus montanus
Dc	Draba carinthiaca	Rp	Ranunculus pyrenæus
Do	Dryas octopetala	Ra	Rumex acetosella
Elm	Elyna myosuroides	Sh	Salix herbacea
Eu	Erigeron uniflorus	Sm	Saxifraga moschata
Ea	Euphrasia alpina	Sal	Sedum alpestre
Em	Euphrasia minima	Ss	Selaginella spinulosa
Fh	Festuca halleri	Sa	Sempervivum arachnoideum
Fv	Festuca violacea	Sem	Sempervivum montanum
Gb	Gentiana bavarica	Si	Senecio incanus
Gv	Gentiana verna	Se	Silene exscapa
Gm	Geum montanum	So	Soldanella alpina
Gn	Globularia nana	Stm	Statice montana
Hn	Helianthemum nummularium	Taa	Taraxacum alpinum

Source : MNHN, Paris

Abréviations	Espèces	Abréviations	Espèces
Tha	Thalictrum alpinum	Tt	Trifolium thalii
Ta	Thesium alpinum	Vu	Vaccinium uliginosum
Ts	Thymus serpyllum	Vb	Veronica bellidioides
Tal	Trifolium alpinum	Vs	Veronica serpyllifolia
Tp	Trifolium pratense	Vc	Viola calcarata

CONCLUSIONS

Nous espérons avoir montré le parti qu'il est possible de tirer de l'emploi judicieux des méthodes modernes d'analyse de données. Cependant, celles-ci ont des limites et elles ne sauraient remplacer le long et ardu travail du spécialiste. En effet, il convient d'apporter un soin particulier à l'étude préliminaire du problème et de définir les buts à atteindre. Ce n'est qu'après cette première étape que le chercheur commencera la collecte des données. Il est souhaitable que celle-ci s'effectue en collaboration avec un statisticien qui, en fonction des problèmes posés, conseillera une méthodologie adéquate et aidera à établir un codage efficace.

La pratique de l'utilisation des méthodes modernes d'analyse des données nous incitent à quelques remarques :

— la classification automatique, en particulier l'arbre de longueur minimum doit être appliquée avec précaution au traitement de données biologiques. L'analyse factorielle des correspondances nous enseigne que ce type de données se résume plus en gradations qu'en classes bien distinctes,

— en revanche, la classification automatique par sa simplification et sa schématisation des données peut aider à établir des coupures qui pourront éventuellement servir de base au phytosociologue et au systématicien.

Bibliographie

Ouvrages théoriques

Benzecri J.-P. — L'analyse des données. 2 tomes, 1 248 p., Dunod. ed., Paris (1973).
Cordier B. — L'analyse factorielle des correspondances. Thèse, 66 p. Rennes (1965).
Gower J.-C., Ross G.-J.-S. — Minimum spanning tree and single cluster analysis. Applied Statistics **18** : 54-64 (1969).
Lebart L., Fénelon J.-P. — Statistique et informatique appliquées. 426 p., Dunod. ed., Paris (1971).
Ross G.-J.-S. — Minimum spanning tree and printing the minimum spanning tree. Applied statistics (Algorithms) **18** : 103-106 (1969).

Applications taxonomiques

Blaise S. — Les méthodes d'analyse factorielle des correspondances appliquées à la systématique de quelques espèces de *Myosotis* L. C. R. Séances soc. Biol. **163** (1) : 83-86, 1 fig. (1969).

Source : MNHN, Paris

BRUNERYE L., GORENFLOT R. et ROUX M. — Application de l'analyse factorielle des correspondances au traitement numérique de populations de *Senecio helenitis* (L.) Cuf. Rev. gén. Bot. **76** : 217-256, fig. 1-30 (1969).

CARTIER D. — Étude biosystématique de quelques espèces du genre *Plantago* [Tourn.] L. (Section *Coronopus* DC.) II. Rev. gén. Bot. **79** : 201-248, fig. 1-20 (1972).

GARDOU C. — Recherches biosystématiques sur la Section *Jacea* Cass. et quelques sections voisines du genre *Centaurea* L. en France et dans les régions limitrophes. Feddes Repert. **83** (5-6) : 311-472, fig. 1-125 (1972).

SASTRE C. — Essai de taxonomie numérique et schéma évolutif du genre *Sauvagesia* L. Sellowia **23** : 9-44, fig. 1-9 (1972).

APPLICATIONS PHYTOSOCIOLOGIQUES

BRAUN-BLANQUET J. — L'École phytosociologique zuricho-montpelliéraine et la S.I.G.M.A. Comm. SIGMA n° 179 (1969).

BRAUN-BLANQUET J. & PAVILLARD J. — Vocabulai de sociologie végétale, ed. 3, Montpellier (1928).

DÉSARMÉNIEN C. — Étude phytosociologique de relevés effectués au Chili. Mémoire ronéotypé pour l'obtention d'un D.E.A. de Statistique à l'Université de Paris, 16 p., 2 tableaux (1971).

GUINOCHET M. — Étude sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Thèse, Lyon, 458 p. (1938).

— Continu ou discontinu en phytosociologie. Botanical Review **34** (3) : 273-290 (1968).

— Phytosociologie. Masson ed., 227 p., 1 carte (1973).

KLEIN J.-C. — Le *Genisteto-Carlinetum macrocephalae* Ass. *nova* de l'étage montagnard et le *Ligusticetum corsici* Ass. *nova* de l'étage subalpin des massifs du Cinto et du Campotile orientale. Vegetatio **25** (5-6) : 311-333 (1972).

LACOSTE A. — La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Thèse, Paris XI, 293 p. (1972).

LACOSTE A. & ROUX M. — L'analyse mulditimensionnelle en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes-Maritimes. I. L'analyse des données floristiques. Œcologia Plantarum **6** : 353-369 (1971).

— L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes-Maritimes. II. L'analyse des données écologiques et l'analyse globale. Œcologia Plantarum **7** : 125-146 (1972).

LAZARE J.-J. — Le problème du *Festucetum halleri* du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Essai d'interprétation par la méthode d'analyse factorielle des correspondances. Mémoire ronéotypé pour l'obtention d'un D.E.A. de Biologie végétale à l'Université de Paris XI, 46 p. (1972).

MAC INTOSH R.-P. — The continuum concept of vegetation. Botanical Review **33** (2) : 130-187 (1967).

ORLOCI L. — Information analysis in phytosociology: partition, classification and prediction. J. theor. Biol. **20** : 271-284 (1968).

RITTER J. — Les groupements végétaux subalpins et alpins du Vercors méridional. Thèse de 3e Cycle, Orsay, 126 p. (1969).

ROUX G. — Un essai d'application de l'analyse factorielle à un problème de phytosociologie. Mémoire ronéotypé pour l'obtention d'un D.E.S. de Biologie végétale, Orsay, 43 p. (1967).

— Le problème des pelouses à *Nardus stricta :* une approche par les méthodes d'analyse numérique. in « Colloque interdisciplinaire sur les milieux naturels supra-forestiers des montagnes du bassin occidental de la Méditerranée » : 299-314, Édit. Centre Univ. Perpignan (1971).

ROUX G. & M. — A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. Rev. Statist. Appl. **15** (2) : 59-72 (1967).

— « L'analyse des données phytosociologiques ». Communication orale. Colloque sur l'Analyse des données. Rennes (Mai 1971).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INFORMATIONS

Le prix **Auguste Chevalier** de l'Académie des Sciences a été décerné à M. Hugh **Mac Kee**, Maître de Recherches au C.N.R.S., et ardent investigateur de la Flore néo-calédonienne.

***

FLORE DU GABON

Vol. **22** : **J. Villiers** : Célastracées, Pandacées, Bombacacées, Cannabacées, Bixacées, Avicenniacées, 71 p., 16 p. — 25 F.

Vol. **23** : **R. Fouilloy, N. Hallé** : Sapindacées, 202 p., 44 pl. — 54 F.

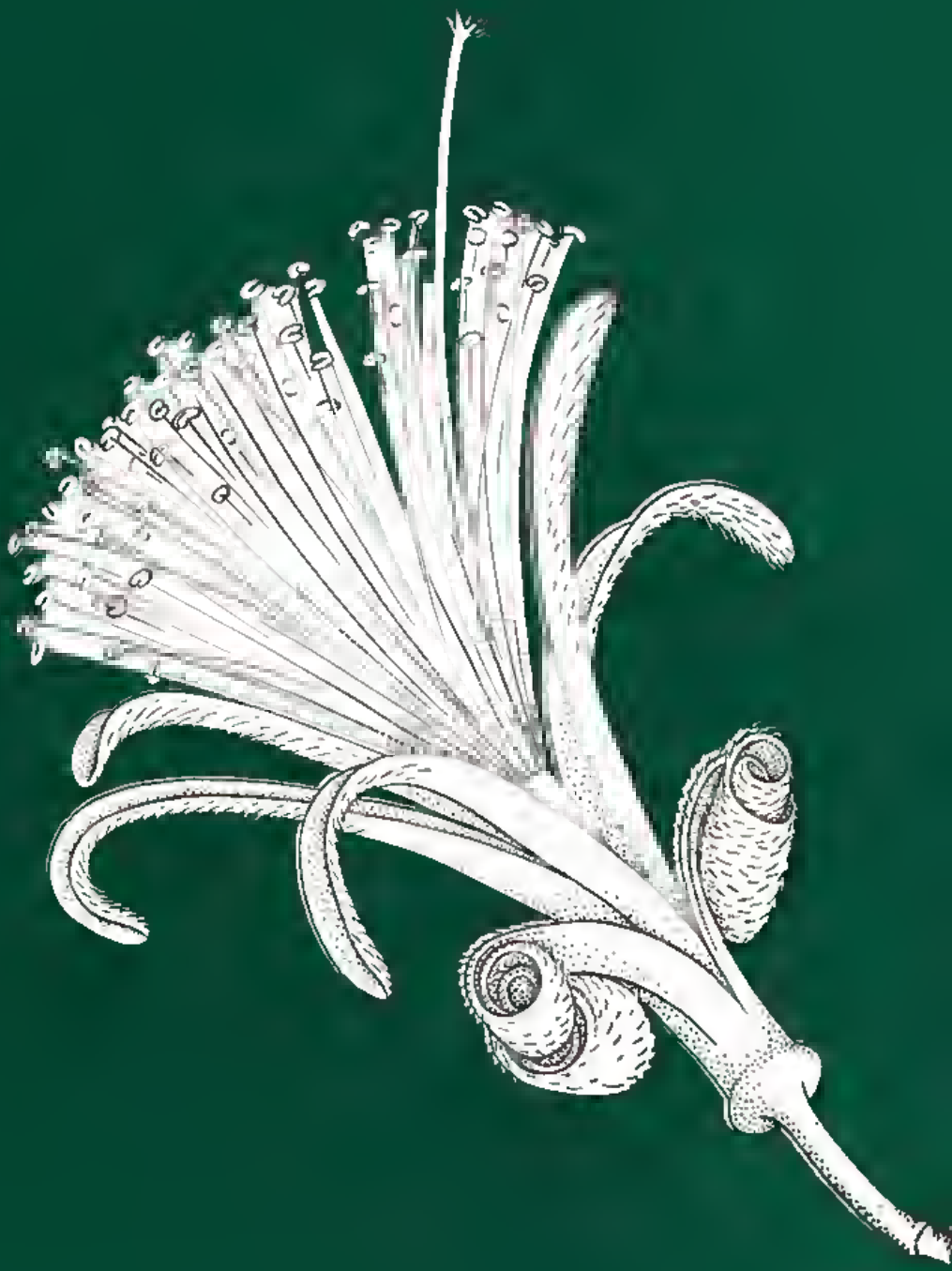
FLORE DU CAMEROUN

Vol. **16** : **R. Fouilloy, N. Hallé** : Sapindacées, 202 p., 44 pl. — 54 F.

Source : MNHN, Paris

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 6 JUIN 1974
SUR LES PRESSES DE FD EN SON
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61 - ALENÇON

Dépôt légal : 1er trimestre 1974 - 76.477

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris